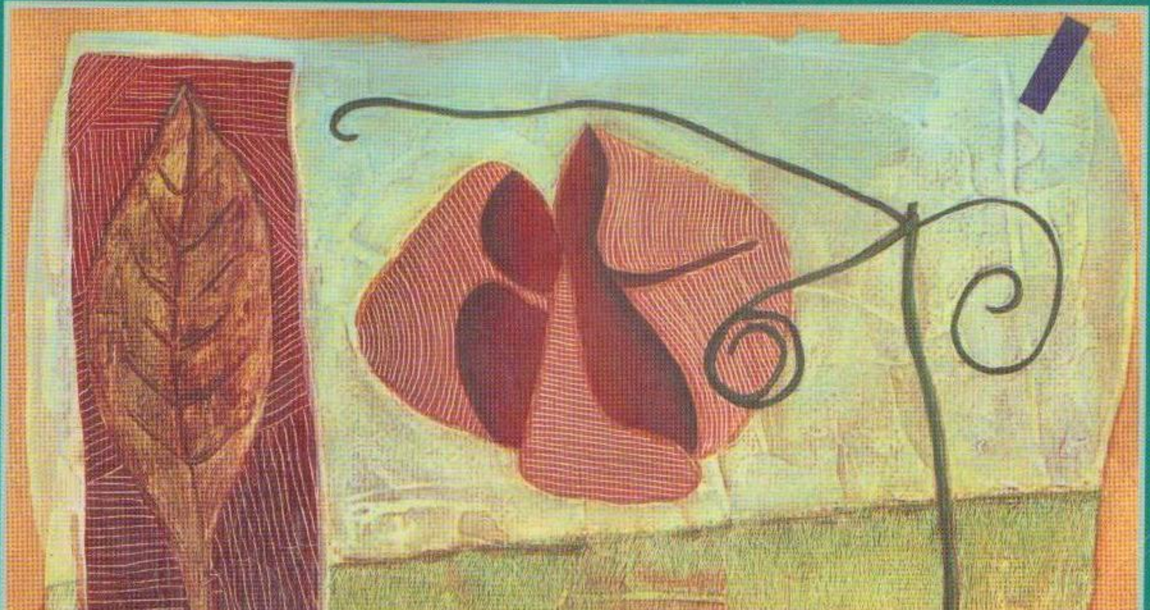
Fundamentos de Fisiología Vegetal

Joaquín Azcón-Bieto
Manuel Talón

Sistema de Bibliotecas DuocUC
3 5621 00157 8139



000

McGraw Hill
McGRAW-HILL
INTERAMERICANA

U B E
EDICIONS
UNIVERSITAT DE
BARCELONA

VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

Contenido

Autores IX

Prefacio XI

1. **La fisiología vegetal y su impacto social. La célula vegetal** 1
Gloria Revilla e Ignacio Zarra

2. **El agua en la planta** 17
Manuel Sánchez-Díaz y Jone Aguirreolea

3. **Movimientos estomáticos y transpiración** 31
Manuel Sánchez-Díaz y Jone Aguirreolea

4. **Transporte de agua y balance hídrico en la planta** 45
Manuel Sánchez-Díaz y Jone Aguirreolea

5. **Transporte en el floema** 65
Amparo García Luis y José Luis Guardiola

6. **Introducción a la nutrición mineral de las plantas. Los elementos minerales** 83
Ildefonso Bonilla

7. **Absorción y transporte de nutrientes minerales** 99
José Antonio Fernández y José María Maldonado

8. **Nutrición mineral y producción vegetal** 113
Agustín Gárate e Ildefonso Bonilla

9. **La luz y el aparato fotosintético** 131
Javier De Las Rivas

10. **Utilización de la energía luminosa en la fotosíntesis** 155
Javier De Las Rivas

11. **Fijación del dióxido de carbono y biosíntesis de fotoasimilados** 173
Hipólito Medrano y Jaume Flexas

12. **Fotorrespiración y mecanismos de concentración del dióxido de carbono** 187
Hipólito Medrano y Jaume Flexas

13. **Fotosíntesis en un ambiente cambiante** 203
Joaquín Azcón-Bieto, Isabel Fleck, Xavier Aranda y Albert Xambó

14. **Fisiología de la respiración de las plantas** 217
Miquel Ribas-Carbó y Miquel Ángel González-Meler

15. **Asimilación del nitrógeno y del azufre** 235
José María Maldonado, Eloísa Agüera y Rafael Pérez-Vicente

16. **Fijación biológica de nitrógeno** ....
Pedro M. Aparicio-Tejo, César Arrese-Igor y Manuel Becana

17. **Introducción al metabolismo secundario** ....
María Teresa Piñol, Javier Palazón y Rosa María Cusidó

18. **Introducción al desarrollo. Concepto de hormona vegetal** ....
Juan Segura

19. **Auxinas** ....
Manuel Acosta Echeverría, José Sánchez Bravo y Marino Bañón Arnao

20. **Giberelinas** ....
Manuel Talón

21. **Citoquininas** ....
Juan Segura

22. **Etileno, ácido abscísico y otros reguladores del desarrollo** ....
Lorenzo Zacarías y M.ª Teresa Lafuente

23. **Fotomorfogénesis: la luz como factor regulador del crecimiento** ....
Jorge José Casal

24. **Movimientos de las plantas: tropismos y nastias** ....
Luisa Moysset y Esther Simón

25. **Floración y su control ambiental** ....
Marta Roldán y José M. Martínez Zapater

26. **Crecimiento y maduración del fruto** ....
Manuel Agustí

27. **Germinación y dormición de las semillas** ....
Ángel Matilla

28. **Juvenilidad, senescencia y abscisión** ....
Miguel Ángel Quesada y Victoriano Valpuesta

29. **Biotecnología vegetal: Transformación genética de plantas** ....
Leandro Peña

30. **Fisiología de las plantas y el estrés** ....
Francisco R. Tadeo

Respuestas a los problemas y cuestiones ....

Índice analítico ....

Autores

ACOSTA, M.
Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Biología, Universidad de Murcia.

AGÜERA, E.
Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Córdoba.

AGUIRREOLEA, J.
Departamento de Fisiología Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad de Navarra, Pamplona.

AGUSTÍ, M.
Departamento de Producción Vegetal, Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos, Universidad Politécnica de Valencia.

APARICIO-TEJO, P. M.
Departamento de Producción Agraria, Universidad Pública de Navarra, Pamplona.

ARANDA, X.
Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Biología, Universitat de Barcelona.

ARRESE-IGOR, C.
Departamento de Ciencias del Medio Natural, Universidad Pública de Navarra, Pamplona.

AZCÓN-BIETO, J.
Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Biología, Universitat de Barcelona.

BAÑÓN ARNAO, M.
Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Biología, Universidad de Murcia.

BECANA, M.
Estación Experimental de Aula Dei, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Zaragoza.

BONILLA, I.
Departamento de Biología General, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid.

CASAL, J. J.
Departamento de Ecología, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

CUSIDÓ, R. M.
Departamento de Productos Naturales, Biología Vegetal y Edafología, Facultad de Farmacia, Universitat de Barcelona.

FERNÁNDEZ, J. A.
Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga.

FLECK, I.
Departamento de Biología Vegetal, Facultad de Biología, Universitat de Barcelona.

FLEXAS, J.
Departamento de Biología Ambiental, Facultad de Ciencias, Universitat de les Illes Balears-Institut Mediterràni d'Estudis Avançats, Palma de Mallorca.

GÁRATE, A.
Departamento de Química Agrícola, Geología y Geoquímica, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid.

GARCÍA LUIS, A.
Departamento de Biología Vegetal, Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos, Universidad Politécnica de Valencia.

GONZÁLEZ-MELER, M. A.
Department of Botany, Duke University, Durham, USA.

GUARDIOLA, J. L.
Departamento de Biología Vegetal, Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos, Universidad Politécnica de Valencia.

LAFUENTE, M. T.
Instituto de Agroquímica y Tecnología de los Alimentos, Burjasot, Valencia.

MALDONADO, J. M.
Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Sevilla.

Prefacio

Las plantas, desde el más insignificante de los vegetales hasta el mayor de los árboles, están siempre presentes a nuestro alrededor. Sin embargo, no pueden ser consideradas simplemente como piezas decorativas de un jardín o de un paisaje, sino que deben ser valoradas, en su justa medida, por su contribución única al desarrollo de la vida en la Tierra, y por tanto con una repercusión directa en nuestra propia existencia. Las plantas, y los vegetales en general, constituyen el soporte primordial sobre el que se asienta la cadena trófica de los ambientes continentales y, probablemente, marinos. Por si esto fuera poco, la existencia de las plantas nos permite, además, respirar el oxígeno de la atmósfera y acceder a gran parte de los constituyentes vitales de nuestra dieta, que nos proporcionan energía, fibra y vitaminas. La posibilidad de que los alimentos vegetales provengan, en un futuro próximo, de plantas transgénicas es actualmente motivo de un gran debate social, cuya solución deberá basarse en una evaluación cuidadosa de las posibles implicaciones de estas plantas sobre la salud y el medio ambiente. Por lo tanto, es importante conocer cómo funcionan las plantas en los distintos niveles de organización interna, y cómo se adaptan funcionalmente al ambiente en el que habitan, de manera que esta información contribuya a aumentar las relaciones beneficiosas entre el hombre y las plantas.

El libro «Fundamentos de Fisiología Vegetal» pretende aportar una visión básica, actualizada y pedagógica del funcionamiento de las plantas, y los vegetales en general, en niveles de organización que van desde el gen hasta la planta entera. La obra está dirigida principalmente a los estudiantes de la asignatura de Fisiología Vegetal de los diversos centros universitarios en los que se imparte, y pretende ayudar a introducir por primera vez al alumno en los diferentes temas de la fisiología vegetal, así como en sus aplicaciones y perspectivas en la sociedad actual. Sin embargo, el nivel de información que proporciona el libro, aunque fundamental, es suficiente para que también sea útil en el estudio de asignaturas avanzadas relacionadas con la fisiología vegetal, dado que los autores de los diferentes capítulos son especialistas de los temas que tratan.

La obra comprende un total de 30 capítulos, cada uno de ellos elaborado por prestigiosos profesores e investigadores de universidades y centros de investigación de España (en su mayoría) y, también, de algunos países americanos. El capítulo de introducción define el concepto y el ámbito de aplicación de la fisiología vegetal, centrándose a continuación en la célula vegetal. Los aspectos relacionados con las membranas y la pared celular se abordan con especial atención. Los siete capítulos siguientes exponen las relaciones hídricas de las plantas, el transporte de agua y de asimilados, así como la nutrición mineral de las plantas. A continuación, se presentan otros nueve capítulos que podrían agruparse bajo el título de fotosíntesis y metabolismo. Los capítulos nueve a trece se centran específicamente en el proceso de la fotosíntesis, desde la base fotoquímica hasta su integración en el medio ambiente cambiante; los siguientes capítulos exponen el metabolismo respiratorio, el metabolismo del nitrógeno, incluyendo la fijación de nitrógeno atmosférico, y el metabolismo del azufre; finalmente, se introduce el metabolismo secundario. Estos 17 primeros capítulos proporcionan al estudiante las bases estructurales y energéticas del funcionamiento de la planta, así como el conocimiento necesario para entender su crecimiento en biomasa a partir del aporte de elementos externos, como el agua, los nutrientes minerales y el dióxido de carbono.

A partir del Capítulo 18, se exponen, en una serie de once capítulos, los fundamentos esenciales que describen a la planta como un proceso de desarrollo programado, que adecúa los cambios cuantitativos asociados con el crecimiento con los cambios cualitativos que la planta experimenta para adoptar su forma, y que finalmente la capacitan para obtener alimento, reproducirse y adaptarse a su entorno. Estos capítulos, centrados alrededor del desarrollo, abarcan el estudio de las hormonas vegetales, los fitocromos y otros fotorreceptores, los movimientos de las plantas y los procesos de desarrollo que definen el ciclo vital, como la floración, el crecimiento y la maduración del fruto, la germinación de las semillas, y la senescencia de la planta. En estos capítulos, se ha prestado una atención especial a las aplicaciones comerciales de los aspectos relacionados con el desarrollo, específicamente de las fitohormonas. La introducción a la biotecnología vegetal y a la transformación genética de plantas es el objeto del Capítulo 29. La problemática y las aplicaciones de las plantas transgénicas se plantean con rigor y seriedad. Finalmente, el último capítulo está dedicado al funcionamiento de las plantas en condiciones de estrés, y relaciona e integra los conceptos fisiológicos que previamente han aparecido en el libro con las respuestas y adaptaciones de las plantas a diversos tipos de estrés biótico y abiótico.

Los aspectos pedagógicos se han cuidado con esmero y especial atención. Así, los capítulos se han diseñado con apartados cuyos títulos, contenido y distribución permiten una lectura fácil y atractiva para el alumno, capaz de estimular su interés por conocer mejor la fisiología de las plantas. Cada capítulo se completa con una sucinta lista de bibliografía recomendada, un resumen final y un breve cuestionario de problemas, con sus respectivas respuestas al final del libro, que el alumno puede utilizar para autoevaluar su nivel de conocimientos.

Por último, los coordinadores de la obra quisiéramos agradecer a los autores de los distintos capítulos el enorme esfuerzo realizado para intentar sintetizar sus conocimientos, de la forma más didáctica, rigurosa y actualizada posible, en el reducido espacio de que se disponía para cada uno de los temas. Seguro que algunos aspectos importantes se habrán quedado en el tintero, pero esperamos que el lector sepa disculpar tanto las omisiones como los errores que se hayan podido deslizar en el texto, cuya única responsabilidad habrá que buscarla en nosotros mismos. También queremos agradecerles, de manera especial, su colaboración entusiasta durante todo el largo proceso de elaboración y revisión de la obra. No menos agradecidos estamos a nuestra editora, Marisa Álvarez, cuya profesionalidad y paciencia han resultado fundamentales para que esta obra haya visto la luz. Tan sólo nos cabe desear a los alumnos de fisiología vegetal que el estudio de este libro, junto con las explicaciones de sus profesores, les ayude a descubrir las fascinantes e intrincadas funciones vitales de nuestras muy necesarias plantas.

JOAQUÍN AZCÓN-BIETO
y MANUEL TALÓN

Febrero, 2000

CAPÍTULO 1

LA FISIOLOGÍA VEGETAL Y SU IMPACTO SOCIAL. LA CÉLULA VEGETAL

Gloria Revilla e Ignacio Zarra

1. ¿Qué es la Fisiología Vegetal? 2. Las células de las plantas. 3. Las membranas son la base de la compartimentación celular. 4. La pared celular permite la supervivencia en ambientes hipotónicos.

1. ¿QUÉ ES LA FISIOLOGÍA VEGETAL?

La Fisiología Vegetal es la ciencia que estudia cómo funcionan las plantas, esto es, qué ocurre en las plantas que las mantiene vivas. Explica a través de leyes físicas y químicas cómo las plantas son capaces de utilizar la energía de la luz para, a partir de sustancias inorgánicas, sintetizar moléculas orgánicas con las que construir las complejas estructuras que forman el cuerpo de la planta. Explica también cómo las plantas, siguiendo un programa de desarrollo endógeno, son capaces de reproducirse y cómo adaptan dicho programa al ambiente particular de cada momento. Pero el aspecto más importante no es el cúmulo de procesos físicos y químicos que tienen lugar en cada punto concreto de la planta y en cada momento de su programa de desarrollo, sino cómo se integran dichos procesos en el espacio y en el tiempo y su modulación por el medio ambiente para llevar a buen término el desarrollo del organismo planta.

1.1. ¿Son las plantas las fábricas del futuro?

El hombre, desde el inicio de los tiempos, ha utilizado las plantas para su beneficio como alimento, vestido, material de construcción, fuente de energía, obtención de productos terapéuticos, ornamento, etc. El mayor conocimiento, no sólo de la diversidad de las plantas, sino también de su funcionamiento en los distintos niveles de integración (molecular, celular, organismo y población) ha permitido diseñar mejores estrategias para aumentar su producción, así como mejorar su calidad. En los últimos años hemos asistido al vertiginoso despegue de la biología molecular de las plantas y su aplicación biotecnológica (véase Capítulo 29). Al menos en teoría, cualquier ruta metabólica puede someterse a manipulación, para modificar la producción de los distintos metabolitos primarios y secundarios. Así, se está investigando con cierto éxito en el enriquecimiento en vitaminas (como el ácido ascórbico o vitamina C) de los alimentos vegetales, plantas con ligninas más fácilmente degradables para reducir la contaminación industrial en la preparación de pasta de papel, etc. Sin embargo, hay al menos cuatro aspectos que pueden afectar al resultado de estos experimentos: 1) no siempre es posible predecir el resultado global en el organismo de la manipulación puntual de la actividad de una enzima concreta, ya que los distintos mecanismos de control del metabolismo, todavía no bien conocidos, pueden afectar al resultado final; 2) la manipulación del metabolismo primario puede afectar, de forma todavía no bien conocida, al crecimiento y desarrollo de la planta; 3) el crecimiento y desarrollo de las plantas naturales y, por supuesto, de las manipuladas genéticamente está afectado por las fluctuaciones ambientales que pueden influir adversamente sobre el objetivo perseguido, y 4) muchas de las aplicaciones de la ingeniería genética requieren que el producto objeto de manipulación se produzca en el lugar y en el momento adecuado de la vida de la planta, esto es, debe incorporarse de forma adecuada en el programa de desarrollo de la planta (véase Capítulo 18).

Por todo ello, parece evidente que en estos momentos, el punto crítico en el que se encuentra la Biología de las Plantas no es tanto el conocer los genes o las reacciones concretas que tienen lugar en las plantas, sino cómo se integran espacial y temporalmente en el programa de desarrollo del organismo. Como hemos indicado al inicio de este capítulo, la integración tanto espacial como temporal de los distintos procesos que tienen lugar en la planta es el objetivo último de la ciencia que nos ocupa, la Fisiología Vegetal.

En estos momentos, el gran reto que se plantea la Biología de las Plantas no es sólo mejorar los productos agronómicos o forestales, sino la obtención de nuevos productos o procesos: nuevos polímeros, fármacos, absorción de metales contaminantes (biorremediación), etc. Sirva como ejemplo la obtención de patatas transformadas genéticamente para ser capaces de sintetizar una vacuna contra la diarrea, cuyas primeras pruebas clínicas se han llevado a cabo en Estados Unidos en 1997. La distribución de vacunas mediante frutas y hortalizas para consumo en fresco puede resolver muchos de los problemas que encuentran los programas de vacunación en los países del tercer mundo: costes de transporte, conservación bajo refrigeración, riesgos de infección por agujas hipodérmicas, etc.; sin olvidar que probablemente en los países desarrollados los niños prefieran comerse la vacuna que recibir un pinchazo.

2. LAS CÉLULAS DE LAS PLANTAS

La unidad funcional básica de las plantas, como en todos los organismos vivos, es la célula. Por ello, el estudio de la fisiología de las plantas es, en gran parte, el estudio de la fisiología de las células de las plantas y su integración en el organismo. La gran diversidad ecológica de las plantas está directamente relacionada con la enorme variedad de formas, estructuras y funciones de las células individuales que las forman. Esta diversidad hace difícil generalizar las características de una célula. Así, nos encontramos las células del **xilema** que son bioquímicamente inactivas (muertas), pero que cumplen una importante función en el transporte del agua (véase Capítulo 4). Las células del **floema**, los elementos cribosos, son anucleadas y han perdido su sistema de membranas a excepción de la membrana plasmática; sin embargo, están perfectamente adaptadas para permitir el transporte de asimilados (véase Capítulo 5). En cuanto a las células del parénquima, que podemos considerar funcionalmente completas, son el tipo más común de células y constituyen aproximadamente el 80 por 100 del total de las células que forman la planta.

Sin embargo, a pesar de las diferencias, la mayoría tiene una organización estructural común. Así, en general, las células presentan una **pared celular** que rodea el **protoplasto**, delimitado externamente por la **membrana plasmática**. El material vivo en el interior del protoplasto recibe el nombre de protoplasma. El protoplasma no posee una estructura homogénea sino que, inmersas dentro de una masa relativamente indiferenciada (citoplasma), pueden distinguirse estructuras perfectamente diferenciadas y delimitadas por membranas (sencillas o dobles), que cumplen funciones específicas (orgánulos). A su vez, el citoplasma todavía contiene en suspensión distintas estructuras no rodeadas de membrana, como ribosomas, microtúbulos e inclusiones. La fase acuosa del citoplasma recibe el nombre de citosol (Fig. 1-1, Cuadro 1-1).

En términos generales, podemos considerar la célula como una estructura compleja, constituida por distintos compartimentos con funciones diferentes y separados entre sí por membranas. La membrana plasmática establece la primera división en compartimentos: por una parte, el protoplasma, tradicionalmente identificado con el interior de las células; por otra, el espacio externo o **espacio extracelular**, aunque no parece adecuado contemplar este espacio como algo externo a la célula ya que, si bien en principio presenta continuidad en el seno del tejido y sirve como vía de difusión de diversas sustancias, posee estructuras, como la pared celular, así como sistemas enzimáticos cuya síntesis depende de las células, además de cumplir funciones esenciales para las mismas (crecimiento, modificación de ciertos nutrientes, reacciones defensivas, etc.). Por ello, el espacio extracelular debe describirse como un compartimento más de las células, con la peculiaridad de continuarse con el de las células adyacentes, recibiendo el nombre de **apoplasto**.

Por otra parte, el espacio rodeado externamente por la membrana plasmática, el protoplasma, no aparece siempre como un espacio individualizado e independiente de las células contiguas, sino que puede estar interconectado a través de los **plasmodesmos**, lo que origina un compartimento continuo que recibe el nombre de **simplasto**. A su vez, el protoplasma está subdividido en distintos compartimentos separados del citoplasma

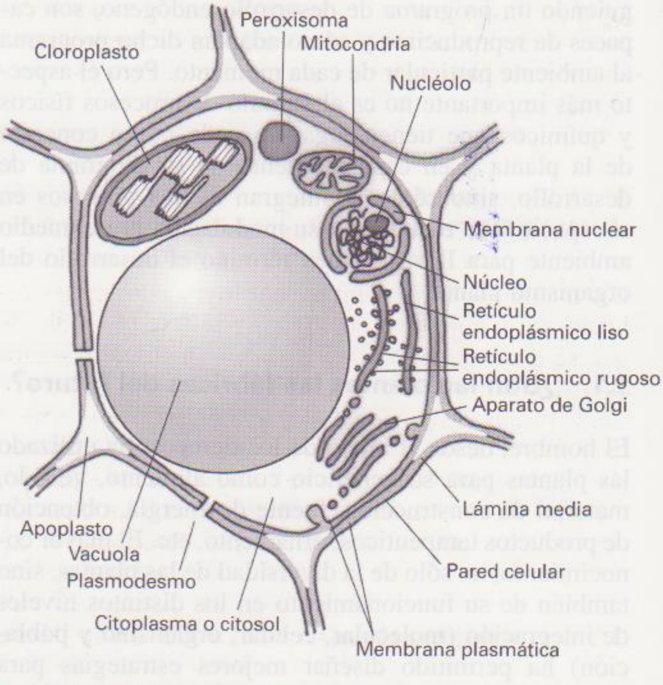


Figura 1-1. Representación esquemática de una célula del parénquima de una planta.

Cuadro 1-1. Definiciones de algunos términos utilizados para describir los componentes celulares

Término	Definición
Protoplasto	Contenido de la célula, excluida la pared celular
Apoplasto	Espacio externo a la membrana plasmática donde se encuentra la pared celular y que puede presentar continuidad en el seno del tejido
Protoplasma	Material vivo en el interior del protoplasto
Orgánulos	Estructuras rodeadas por una o dos membranas presentes en el interior del protoplasto
Citoplasma	Protoplasma, excluidos los orgánulos
Simplasto	Espacio constituido por el citoplasma de las distintas células que presenta continuidad a través de los plasmodesmos
Inclusiones	Estructuras presentes en el citoplasma que no están rodeadas por una membrana
Citosol	Fase acuosa del citoplasma, excluido el material particulado (inclusiones)

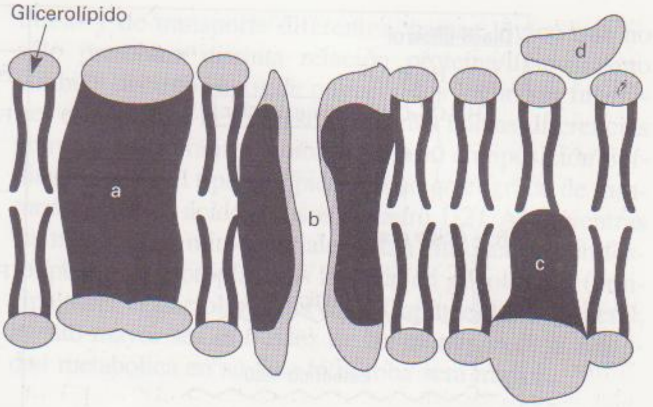


Figura 1-2. Representación esquemática del modelo fluido de membrana. {, cadena hidrófoba de ácido graso; ▨, cabeza polar de glicerolípido; ■, región hidrofóbica y ▨, región polar de: a) proteína intrínseca con dominios transmembrana; b) proteína intrínseca que forma un canal polar a través de la membrana; c) proteína intrínseca anclada parcialmente en la membrana; d) proteína extrínseca.

por membranas dobles o sencillas, que constituyen los orgánulos (núcleo, plastos, mitocondrias, retículo endoplásmico, aparato de Golgi, vacuolas y microsomas), cada uno de ellos con funciones específicas.

Debido a que los distintos orgánulos serán objeto de estudio en capítulos posteriores, aquí nos centraremos en dos aspectos de las células que serán básicos para entender los múltiples procesos fisiológicos que tienen lugar en las plantas: las membranas y su papel en la compartimentación celular (apartado 3) y la pared celular, que confiere características únicas a las células de las plantas (apartado 4).

3. LAS MEMBRANAS SON LA BASE DE LA COMPARTIMENTACIÓN CELULAR

Las membranas son componentes esenciales de las células que permiten su autonomía respecto al medio en que se encuentran, así como la existencia de distintos compartimentos en su interior. El modelo de mosaico fluido propuesto por Singer y Nicholson, y ampliamente aceptado en nuestros días, establece que las membranas están constituidas por una bicapa lipídica en la que las proteínas pueden estar tanto embebidas en dicha bicapa como asociadas a su superficie (Fig. 1-2).

3.1. Los lípidos de membrana son anfipáticos

Los glicerolípidos polares son los principales constituyentes de las membranas de las células vegetales. Están formados por dos cadenas de ácidos grasos esterificados a dos de los grupos hidroxilo del glicerol. El tercer hidroxilo sirve de unión a distintos grupos que confieren cierta polaridad a la molécula: azúcares (**glicolípidos**) y ésteres fosfato (**fosfolípidos**) (Fig. 1-3). Los esteroides, como sitosterol, estigmasterol, colesterol, etc., aunque minoritarios, también son componentes de las **membranas vegetales**.

La bicapa lipídica está constituida por lípidos polares que presentan una cabeza polar y una cola hidrófoba. Esta característica les permite formar bicapas lipídicas en las que las colas hidrófobas de los ácidos grasos se mantienen unidas, mientras que las cabezas polares se orientan hacia la fase acuosa (Fig. 1-2).

3.2. Las proteínas originan dominios específicos en las membranas

Las proteínas presentes en las membranas biológicas se pueden dividir en dos tipos según el tipo de asociación que presenten: a) **proteínas intrínsecas**, atrapadas físicamente en la fase lipídica y que sólo podrán solubilizarse mediante tratamientos que disuelvan dicha fase lipídica, y b) **proteínas extrínsecas**, ligadas iónicamente a los grupos polares de los lípidos y que pueden liberarse fácilmente mediante tratamientos con soluciones de mayor o menor fuerza iónica. La estructura química y la distribución espacial de las cadenas laterales de los distintos restos aminoacil que constituyen la cadena peptídica son las responsables no sólo de las propiedades físico-químicas de la proteína, sino también de la aparición en la misma de regiones con características específicas. Así, regiones enriquecidas en aminoácidos con cadenas laterales no polares (alanina, leucina, triptófano, etc.) darán lugar a la aparición de dominios hidrófobos que permiten su anclaje en la membrana. La

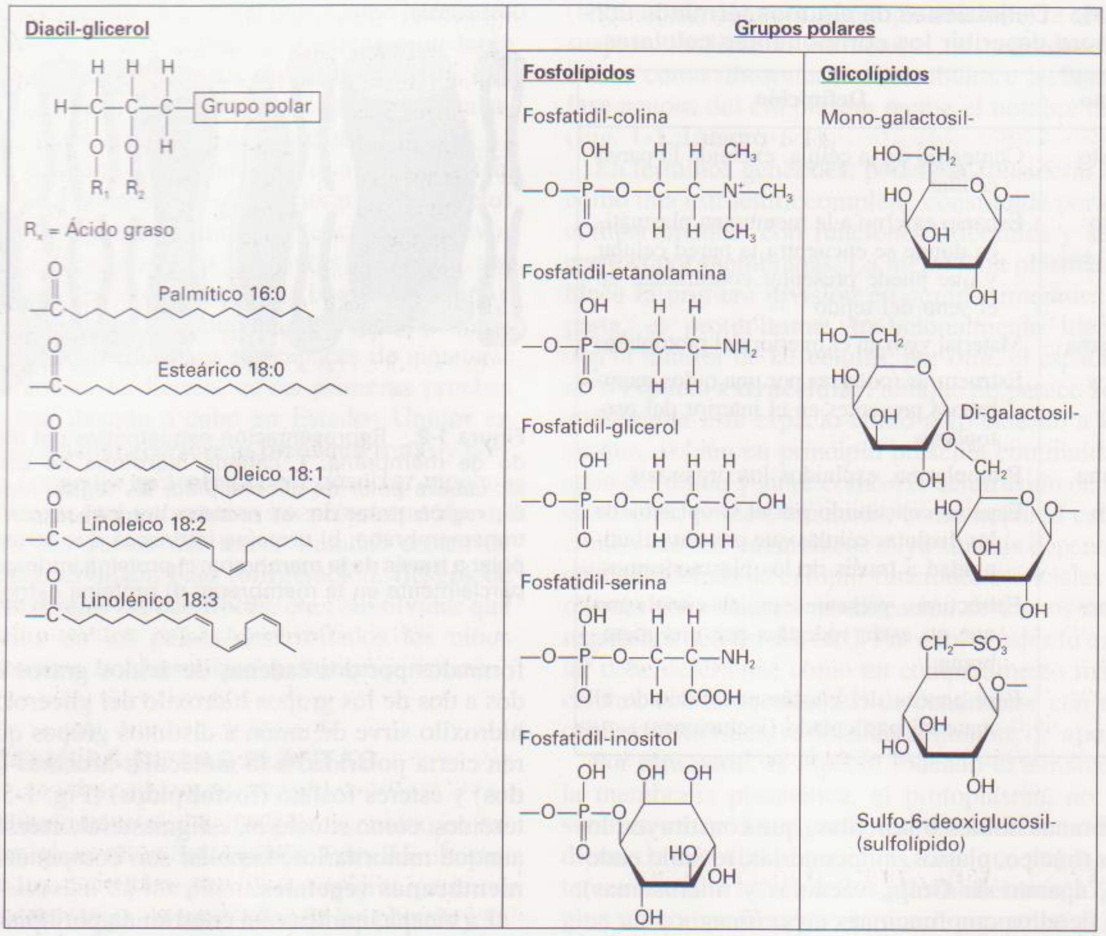

Diacil-glicerol
Grupo polar
R₁ R₂
Rₓ = Ácido graso
Palmítico 16:0
Esteárico 18:0
Oleico 18:1
Linoleico 18:2
Linolénico 18:3
Grupos polares
Fosfolípidos
Glicolípidos
Fosfatidil-colina
Fosfatidil-etanolamina
Fosfatidil-glicerol
Fosfatidil-serina
Fosfatidil-inositol
Mono-galactosil-
Di-galactosil-
Sulfo-6-deoxiglucosil-
(sulfolípido)

Figura 1-3. Estructura química de los glicerolípidos más frecuentes encontrados en las membranas de las células de las plantas.

distribución y extensión de dichos dominios hidrófobos serán las responsables de la localización de las proteínas en la membrana (Fig. 1-2). Así, con frecuencia los dominios hidrófobos pueden extenderse desde la superficie externa hasta la interna, constituyendo un dominio transmembrana. Por el contrario, aquellas proteínas sin dominios hidrófobos pero con dominios cargados eléctricamente se asociarán a los grupos polares de los lípidos de membrana para constituir las proteínas extrínsecas.

3.3. La fluidez de las membranas depende de la insaturación

Las cadenas hidrófobas de los ácidos grasos que constituyen la fase hidrófoba de las membranas tendrán propiedades de gel o de líquido, dependiendo de la temperatura. A bajas temperaturas estarán en fase gel y conforme aumente la temperatura, se producirá la transición a fase líquida. La temperatura a la que se produce la transición gel-líquido recibe el nombre de temperatura de cambio de fase (T_c). La funcionalidad de las membranas biológicas requiere una cierta fluidez que permita el movimiento transversal y lateral no sólo de las moléculas lipídicas, sino también de una serie de sustancias: proteínas transportadoras, sustratos y productos de las enzimas asociadas a las membranas, transporte de electrones, etc. Por ello, será necesario que las membranas biológicas se encuentren a una temperatura superior a su T_c. Este requisito va a tener una gran importancia en la sensibilidad o resistencia de las plantas a bajas temperaturas (véase Capítulo 30). La T_c depende de la estructura de las cadenas de los ácidos grasos, así como de su disposición relativa en la unión a la molécula de glicerol. La aparición de dobles enlaces en *cis* en las cadenas de los ácidos grasos (véase Fig. 1-3) provoca dobleces en la cadena y disminuye el grado de empaquetamiento de la misma lo que hace que su T_c sea menor y permite mantener la **fluidez de las membranas** a temperaturas más bajas. Si tenemos en cuenta que las plantas son organismos poiquilotermos, esto es, que no pueden regular su propia temperatura, el aumento de la insaturación de los ácidos grasos de sus membranas catalizado por las **desaturasas** les permitirá mantener la funcionalidad (fluidez) de sus membranas a temperaturas ambiente relativamente bajas. Así, mediante técnicas de ingeniería genética, se ha logrado aumentar la tolerancia de plantas de tomate a bajas temperaturas al incrementar la proporción de ácidos grasos insaturados en sus membranas.

3.4. Las membranas son impermeables a las sustancias polares

La fase hidrófoba constituida por las colas de los ácidos grasos establece una barrera a la difusión de las sustancias polares que separa la fase acuosa en dos, una a cada lado de la membrana. En términos generales, la permeabilidad de las membranas está relacionada con el coeficiente de partición de las distintas sustancias entre la fase lipídica y la fase acuosa. La fase lipídica hidrófoba confiere a las membranas cierta impermeabilidad frente a las moléculas polares, lo que hace necesaria la existencia de mecanismos relativamente específicos para su transporte que sean susceptibles de regulación (véase Capítulo 7). Así, los distintos compartimentos separados por membranas podrán mantener ambientes químicos diferentes para poder llevar a cabo los distintos procesos metabólicos. Además, este ambiente hidrófobo proporciona el medio adecuado para que tengan lugar aquellas reacciones en las que participan moléculas hidrófobas (lípidos, cadenas transportadoras de electrones, etc.).

3.5. Las membranas presentan asimetría

La distribución de las proteínas, intrínsecas o extrínsecas, depende de las interacciones entre dominios específicos de las mismas y las cadenas hidrófobas de los ácidos grasos, y también los grupos polares de los lípidos de las membranas. La extensión de los dominios hidrófobos de las proteínas les permitirán una mayor o menor penetración en la bicapa lipídica, lo que establece distintas localizaciones en el interior de la membrana para las distintas proteínas. Mediante diversas técnicas (criofractura, utilización de sondas no permeantes, etc.) se ha podido demostrar **asimetría en las membranas**, esto es, la existencia de diferencias entre sus dos mitades, externa e interna. Esta asimetría no sólo se refiere a las proteínas, sino también a los lípidos. Así, en los tilacoides de cloroplastos de espinaca, mientras el monogalactosildiacilglicerol está mayoritariamente localizado en la mitad externa, el digalactosildiacilglicerol lo está en la interna.

3.6. Las membranas difieren en su composición

Aunque todas las membranas presentes en las células tienen la misma estructura básica, las diferentes membranas tienen también diferentes proporciones de proteínas y lípidos, así como entre los distintos tipos de lípidos y proteínas. Si tenemos en cuenta que las diferentes membranas de las células tienen funciones catalíticas y de transporte diferentes, parece lógico que no sólo presenten distinta relación proteína/lípidos, sino también distintos tipos de polipéptidos según sus funciones específicas. Pero no son éstas las únicas diferencias entre las membranas; también varía su composición lipídica, tanto en el tipo de lípidos como en el grado de insaturación de los ácidos grasos (Cuadro 1-2). Así, mientras las membranas mitocondriales están enriquecidas en fosfolípidos, las cloroplásticas lo están en glicolípidos (principalmente galactolípidos) (véase Capítulo 9). En general, cuanto mayor sea la fluidez de las membranas, la actividad metabólica en su fase hidrófoba será mayor.

3.7. Las membranas permiten el establecimiento de distintos compartimentos en las células

El sistema de membranas de las células, al separar distintas fases acuosas, establece distintos compartimentos en las células: citoplasma, espacio interno de los orgánulos y apoplasto. Esto, unido a la existencia de mecanismos específicos de transporte para cada sustancia según el tipo de membrana, permite que se encuentren diferentes concentraciones de metabolitos en los distintos compartimentos estableciendo ambientes químicos especializados en los que tendrán lugar las distintas vías metabólicas. La estructura y funciones de cada uno de los compartimentos celulares serán objeto de estudio en capítulos posteriores. El Cuadro 1-3 resume los compartimentos subcelulares de una célula típica del mesófilo fotosintético. La división de la célula en pequeños compartimentos también puede servir para conseguir altas concentraciones de metabolitos sin necesidad de producir grandes cantidades del metabolito en cuestión.

4. LA PARED CELULAR PERMITE LA SUPERVIVENCIA EN AMBIENTES HIPOTÓNICOS

Las células provistas de pared celular, a diferencia de las células desnudas de los organismos animales, no necesitan un ambiente isotónico para sobrevivir. La **pared celular** les permite acumular solutos en su protoplasto a concentraciones mayores que las presentes en el medio externo (apoplasto). En estas condiciones, el agua tenderá a entrar en el protoplasto por ósmosis (véase Capítulo 2), provocando un aumento de volumen por la elasticidad de la membrana plasmática. El aumento de volumen está limitado por la pared celular que, debido a su resistencia mecánica, ejerce una presión sobre el protoplasto que equilibra los potenciales hídricos entre la célula y el medio externo.

Aunque la pared celular es una estructura común a todos los organismos del reino Planta, su composición varía entre especies, entre tejidos de una misma especie, entre células... En la célula vegetal, la pared se va depositando como una serie de capas. Así, durante la

Cuadro 1-2. Composición lipídica relativa (%) de las membranas vegetales

	Lípidos neutros y esteroles	**Glicolípidos**	**Fosfolípidos**	**Índice de insaturación[a]**
M. plasmática	50	1	49	144
Mitocondria				
m. externa	0		99	156
m. interna	0		99	186
Cloroplasto				
m. externa		56	29	94[b]
m. interna		84	13	
tilacoide		83	17	263
Tonoplasto	18	31	51	

[a] Representa el número de dobles enlaces en 100 restos de ácidos grasos.

[b] Corresponde a las dos membranas de la cubierta del cloroplasto.

división celular se deposita la primera capa originando la **lámina media**, formada fundamentalmente por polisacáridos pécticos, que mantiene la unión entre las células adyacentes. Entre la lámina media y la membrana plasmática, se continúa depositando el material que va a constituir la pared celular. Una vez que la placa celular está completa, en las células hijas tiene lugar el depósito del material que constituye la **pared celular primaria**, de escaso grosor (0.1-1.0 μm). Las paredes primarias son de gran importancia en el proceso de extensión o expansión celular, pues controlan el crecimiento (véanse apartado 4.4 y Capítulos 18 y 19). En algunos tipos de células especializadas, una vez que dejan de crecer, se depositan nuevas capas de material en la cara interna de la pared, lo que constituye la **pared secundaria**, más gruesa que la primaria.

La pared celular es una estructura altamente organizada, formada por una red tridimensional de microfibrillas de celulosa embebida en una matriz constituida por polisacáridos (hemicelulosas y pectinas), proteínas y fenoles en una solución ligeramente ácida. A diferencia de lo que sugiere su nombre, no es una estructura estática sino un compartimento metabólico dinámico y mantiene continuidad molecular con la membrana plasmática y el citoesqueleto.

La pared tiene una gran resistencia mecánica, y define el tamaño y la forma de la célula, al controlar en gran parte el crecimiento celular (véase Capítulo 18). Tiene también un papel importante en la defensa de las plantas frente a organismos potencialmente patógenos, al actuar como barrera física y como fuente de moléculas con actividad biológica (oligosacarinas), implicadas en el control de mecanismos de defensa (véanse Capítulos 22 y 30).

4.1. Los polisacáridos son los componentes mayoritarios de las paredes

Muchas de las características fisiológicas y morfológicas de los tejidos vegetales resultan de las propiedades de las paredes de sus células. Por tanto, las células que realizan diferentes funciones tienen paredes con distinta composición y estructura. Sin embargo, en general, podemos considerar que una pared celular está formada mayoritariamente por polisacáridos (celulosa, hemicelulosas y pectinas), que constituyen alrededor del 90 % del peso seco de las paredes celulares primarias y entre el 65 y el 85 % de las secundarias. En la Figura 1-4 se detallan los azúcares constituyentes de dichos polisacáridos y sus estructuras más frecuentes. Las proteínas, tanto estructurales como enzimáticas, constituyen hasta un 10 % del peso seco de las paredes, mientras que las ligninas pueden tener una presencia importante (hasta un 35 %) en algunos tipos de paredes secundarias.

4.1.1. La celulosa constituye la fase fibrilar de las paredes celulares de todas las plantas

La **celulosa** está constituida por una larga secuencia lineal de restos de D-glucosa unidos por enlaces $\beta(1\rightarrow4)$ (Fig. 1-5). Cada resto presenta una rotación de 180° respecto a los restos contiguos, estabilizada por puentes de hidrógeno intramoleculares. El grado de polimerización medio en paredes secundarias es alto, aproximadamente 10^4, mientras que en paredes primarias es más bajo, entre 2.6 y 6×10^3. Debido a su estructura, las cadenas de celulosa (40-70) se unen por puentes de hidrógeno intermoleculares formando agregados (**microfibrillas**), en su mayor parte cristalinos, en los que las cadenas individuales de celulosa se disponen de forma paralela. Estas microfibrillas están separadas entre sí unos 30 nm, espacio ocupado por los polisacáridos matriciales y lignina o suberina, lo que confiere gran resistencia mecánica a la pared. Las microfibrillas de celulosa están presentes en las paredes de todas las plantas superiores, constituyendo el 30-40 % de peso de las paredes de tejidos leñosos, mientras que en paredes primarias se encuentran en menor proporción.

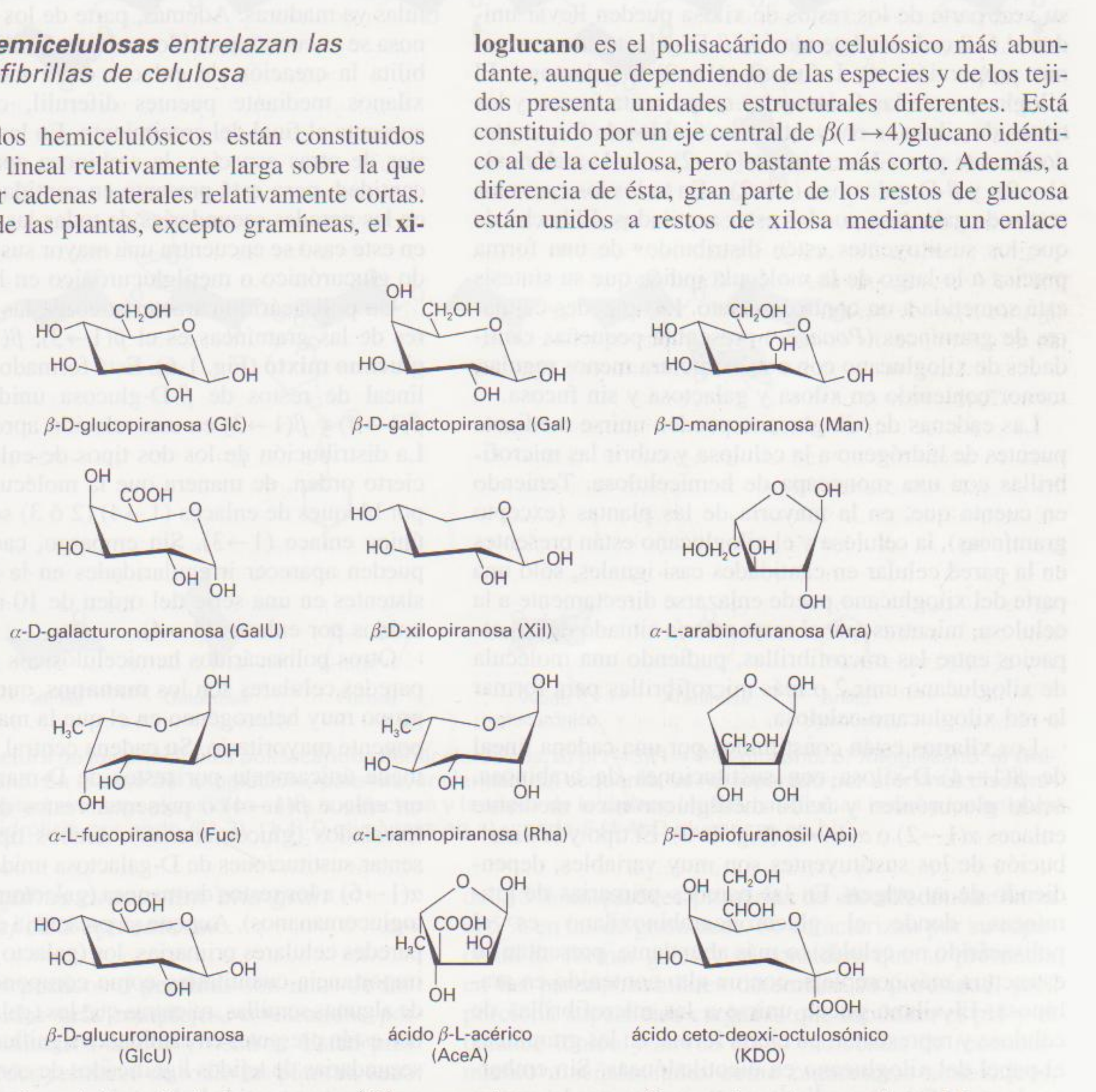
Cuadro 1-3. Volumen relativo de los principales compartimentos de una célula del mesófilo de hojas de espinaca

Compartimento	Volumen relativo (%)	Algunas de las funciones más características
Vacuola	57.2	Mantenimiento de la turgencia celular
Cloroplasto	21.3	Fotosíntesis
Citosol	4.5	Metabolismo de azúcares, síntesis de sacarosa
Mitocondria	0.7	Respiración celular
Núcleo	0.4	Material genético, replicación y transcripción
Retículo endoplásmico		Procesado y transporte de proteínas
Aparato de Golgi		Síntesis de polisacáridos estructurales no celulósicos
Peroxisomas		Destoxificación fotorrespiratoria del glicolato
Glioxisomas		β-oxidación de ácidos grasos, ciclo del glioxilato
Apoplasto	16.0	Reacciones que modifican la pared celular

Adaptado de Winter *et al. Planta* 193: 530-535, 1994.

*4.1.2. Las **hemicelulosas** entrelazan las microfibrillas de celulosa*

Los polisacáridos hemicelulósicos están constituidos por una cadena lineal relativamente larga sobre la que pueden aparecer cadenas laterales relativamente cortas. En la mayoría de las plantas, excepto gramíneas, el **xiloglucano** es el polisacárido no celulósico más abundante, aunque dependiendo de las especies y de los tejidos presenta unidades estructurales diferentes. Está constituido por un eje central de $\beta(1 \rightarrow 4)$glucano idéntico al de la celulosa, pero bastante más corto. Además, a diferencia de ésta, gran parte de los restos de glucosa están unidos a restos de xilosa mediante un enlace



β-D-glucopiranosa (Glc) β-D-galactopiranosa (Gal) β-D-manopiranosa (Man)

α-D-galacturonopiranosa (GalU) β-D-xilopiranosa (Xil) α-L-arabinofuranosa (Ara)

α-L-fucopiranosa (Fuc) α-L-ramnopiranosa (Rha) β-D-apiofuranosil (Api)

β-D-glucuronopiranosa (GlcU) ácido β-L-acérico (AceA) ácido ceto-deoxi-octulosónico (KDO)

Figura 1-4. Estructura de los principales monosacáridos presentes con mayor frecuencia en las paredes celulares.

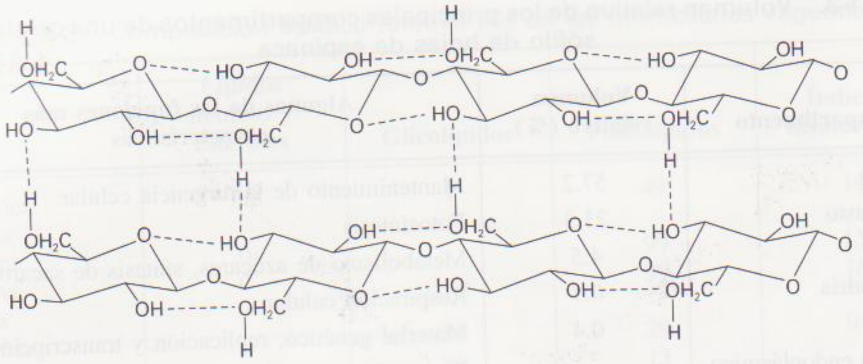


Figura 1-5. Conformación de las cadenas de $\beta(1\rightarrow4)$-D-glucano de las microfibrillas de celulosa mostrando los puentes de hidrógeno intra e intermoleculares (líneas de puntos).

$\alpha(1\rightarrow6)$ (Fig. 1-6). Estas sustituciones suelen disponerse ordenadamente, de manera que la unidad estructural básica está formada por 3 restos de glucosa sustituidos, enlazados a un cuarto resto no sustituido (Glc$_4$-Xil$_3$). A su vez, parte de los restos de xilosa pueden llevar unidos al C-2 cadenas laterales de β-D-galactosa o, en menor proporción, de L-fucosa-$\alpha(1\rightarrow2)$-D-galactosa. El xiloglucano de las *Solanaceae* no presenta fucosa y los restos de xilosa se encuentran sustituidos de forma predominante por α-L-arabinosa-$(1\rightarrow2)$- o α-L-arabinosa-$(1\rightarrow2)$- y β-D-galactosa-$(1\rightarrow2)$-. En todos los casos los restos de galactosa pueden estar acetilados. El hecho de que los sustituyentes estén distribuidos de una forma precisa a lo largo de la molécula indica que su síntesis está sometida a un control estricto. Las paredes celulares de gramíneas (*Poaceae*) presentan pequeñas cantidades de xiloglucano con una estructura menos regular, menor contenido en xilosa y galactosa y sin fucosa.

Las cadenas de xiloglucano pueden unirse mediante puentes de hidrógeno a la celulosa y cubrir las microfibrillas con una monocapa de hemicelulosa. Teniendo en cuenta que, en la mayoría de las plantas (excepto gramíneas), la celulosa y el xiloglucano están presentes en la pared celular en cantidades casi iguales, sólo una parte del xiloglucano puede enlazarse directamente a la celulosa, mientras que el resto estaría situado en los espacios entre las microfibrillas, pudiendo una molécula de xiloglucano unir 2 o más microfibrillas para formar la red xiloglucano-celulosa.

Los **xilanos** están constituidos por una cadena lineal de $\beta(1\rightarrow4)$-D-xilosa con sustituciones de arabinosa, ácido glucurónico y ácido metilglucurónico mediante enlaces $\alpha(1\rightarrow2)$ o $\alpha(1\rightarrow3)$ (Fig. 1- 6). El tipo y la distribución de los sustituyentes son muy variables, dependiendo de su origen. En las paredes primarias de gramíneas, donde el glucuronoarabinoxilano es el polisacárido no celulósico más abundante, presentan su estructura más compleja, con un alto contenido en arabinosa. El xilano puede unirse a las microfibrillas de celulosa y representar, en cierta forma, en las gramíneas el papel del xiloglucano en dicotiledóneas. Sin embargo, las ramificaciones limitan esta unión, por lo que en paredes primarias de células en crecimiento de gramíneas es de poca importancia cuantitativa, si bien como las ramificaciones disminuyen conforme avanza la edad de la célula puede tener mayor importancia en células ya maduras. Además, parte de los restos de arabinosa se encuentran unidos a ácido ferúlico, lo que posibilita la creación de enlaces entre varias cadenas de xilanos mediante puentes diferulil, cuya formación aumenta al final del crecimiento. En las paredes primarias de otras especies, la arabinosa aparece en menor cantidad, pero está presente en cantidades importantes en las paredes secundarias de todas las plantas, aunque en este caso se encuentra una mayor sustitución por ácido glucurónico o metilglucurónico en los xilanos.

Un polisacárido característico de las paredes celulares de las gramíneas es el $\beta(1\rightarrow3)$, $\beta(1\rightarrow4)$glucano o **glucano mixto** (Fig. 1-6). Está formado por una cadena lineal de restos de β-D-glucosa unidos por enlaces $\beta(1\rightarrow4)$ y $\beta(1\rightarrow3)$ en una relación aproximada de 2.3. La distribución de los dos tipos de enlace presenta un cierto orden, de manera que la molécula está formada por bloques de enlaces $(1\rightarrow4)$ (2 ó 3) separados por un único enlace $(1\rightarrow3)$. Sin embargo, cada 50-80 restos pueden aparecer irregularidades en la secuencia, consistentes en una serie del orden de 10 restos contiguos unidos por enlaces $(1\rightarrow4)$.

Otros polisacáridos hemicelulósicos presentes en las paredes celulares son los **mananos**, que constituyen un grupo muy heterogéneo en el que la manosa es el componente mayoritario. Su cadena central puede estar formada únicamente por restos de D-manosa unidos por un enlace $\beta(1\rightarrow4)$ o presentar restos de D-glucosa intercalados (glucomananos). Ambos tipos pueden presentar sustituciones de D-galactosa unidas por un enlace $\alpha(1\rightarrow6)$ a los restos de manosa (galactomananos y galactoglucomananos). Aunque su presencia es muy escasa en paredes celulares primarias, los (galacto)mananos tienen importancia cuantitativa como componentes de reserva de algunas semillas, mientras que los (galacto)glucomananos están presentes en cantidades significativas en paredes secundarias de tejidos lignificados de coníferas (12-15 %) y, en menor cantidad, de angiospermas (3-5 %).

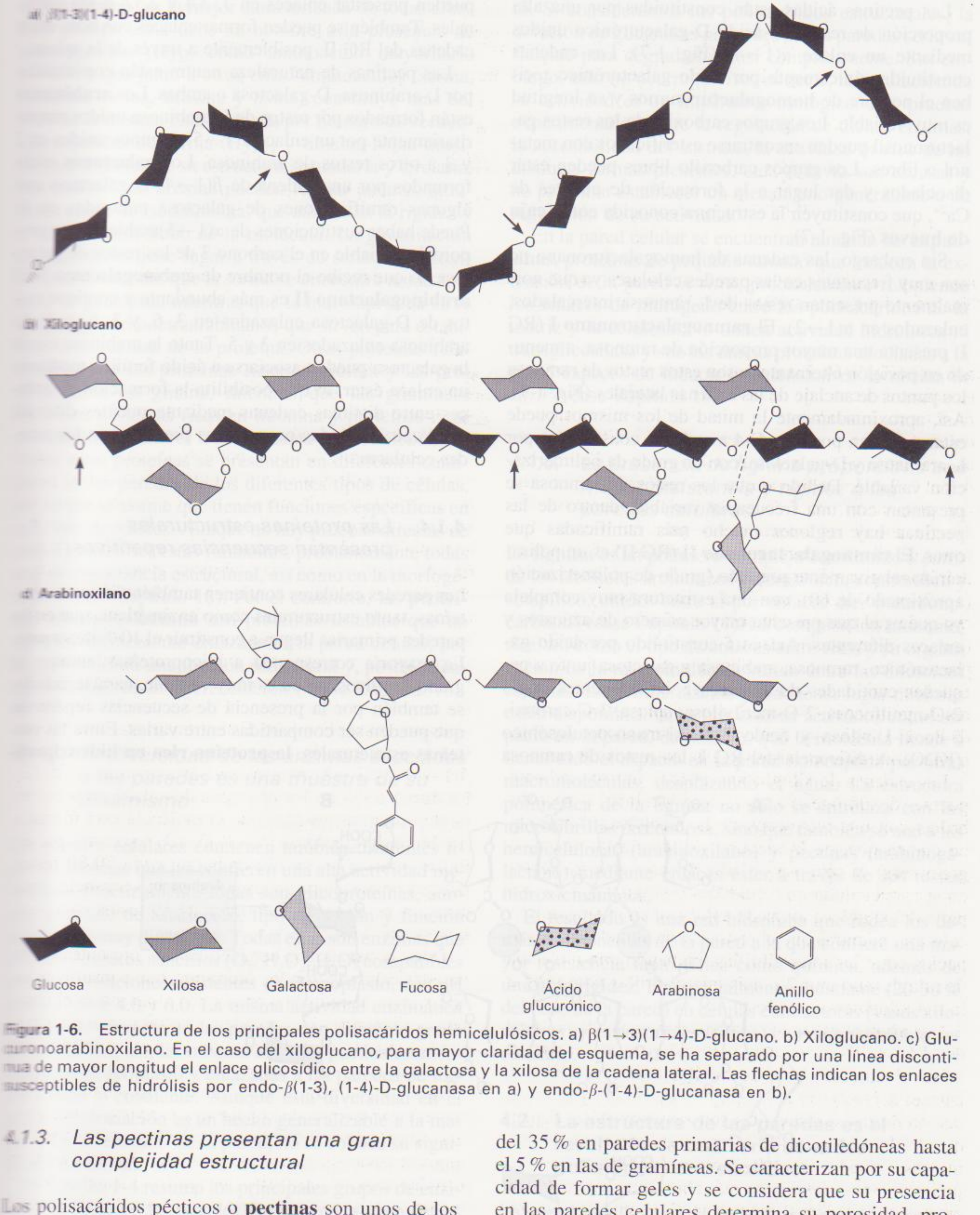


Figura 1-6. Estructura de los principales polisacáridos hemicelulósicos. a) β(1→3)(1→4)-D-glucano. b) Xiloglucano. c) Glucuronoarabinoxilano. En el caso del xiloglucano, para mayor claridad del esquema, se ha separado por una línea discontinua de mayor longitud el enlace glicosídico entre la galactosa y la xilosa de la cadena lateral. Las flechas indican los enlaces susceptibles de hidrólisis por endo-β(1-3), (1-4)-D-glucanasa en a) y endo-β-(1-4)-D-glucanasa en b).

4.1.3. *Las pectinas presentan una gran complejidad estructural*

Los polisacáridos pécticos o **pectinas** son unos de los polímeros conocidos más complejos, constituidos por una mezcla de polímeros ácidos y neutros. Están presentes en las paredes celulares de todas las plantas, aunque su importancia cuantitativa varía desde alrededor del 35 % en paredes primarias de dicotiledóneas hasta el 5 % en las de gramíneas. Se caracterizan por su capacidad de formar geles y se considera que su presencia en las paredes celulares determina su porosidad, proporciona superficies cargadas que modulan el pH y el balance iónico y sirven como moléculas de reconocimiento a señales tales como organismos simbióticos, patógenos e insectos.

Las pectinas ácidas están constituidas por una alta proporción de restos de ácido D-galacturónico unidos mediante un enlace α(1→4) (Fig. 1-7). Las cadenas constituidas únicamente por ácido galacturónico reciben el nombre de **homogalacturonanos** y su longitud es muy variable. Los grupos carboxilo de los restos galacturonosil pueden encontrarse esterificados con metanol o libres. Los grupos carboxilo libres pueden estar disociados y dar lugar a la formación de puentes de Ca^{2+}, que constituyen la estructura conocida como **caja de huevos** (Fig. 1-7).

Sin embargo, las cadenas de homogalacturonano no son muy frecuentes en las paredes celulares ya que normalmente presentan restos de L-ramnosa intercalados, enlazados en α(1→2). El **ramnogalacturonano I** (RG I) presenta una mayor proporción de ramnosa, a menudo en posición alternante, y son estos restos de ramnosa los puntos de anclaje de las cadenas laterales (Fig. 1-7). Así, aproximadamente la mitad de los mismos puede estar unida en posición C-4 a cadenas constituidas por L-arabinosa y D-galactosa, con un grado de polimerización variable. Debido a que los restos de ramnosa se presentan con una frecuencia variable, dentro de las pectinas hay regiones mucho más ramificadas que otras. El **ramnogalacturonano II** (RG II) es un polisacárido relativamente pequeño (grado de polimerización aproximado de 60), con una estructura muy compleja ya que es el que presenta mayor número de azúcares y enlaces diferentes. Así, está constituido por ácido galacturónico, ramnosa, arabinosa y galactosa junto a pequeñas cantidades de azúcares poco frecuentes como 2-O-metilfucosa, 2-O-metilxilosa, apiosa, 3-C-carboxi-5-deoxi-L-xilosa y ácido 3-deoxi-mano-octulosónico (KDO). A diferencia del RG I, los restos de ramnosa pueden presentar enlaces en 3, 3,4 y 2,3,4 o ser terminales. También se pueden formar enlaces con boro entre cadenas del RG II, posiblemente a través de la apiosa.

Las pectinas de naturaleza neutra están constituidas por L-arabinosa, D-galactosa o ambas. Los **arabinanos** están formados por restos de L-arabinosa unidos mayoritariamente por un enlace α(1→5), algunos unidos en 2 y 3 a otros restos de arabinosa. Los **galactanos** están formados por una cadena de β(1→4)-D-galactano con algunas ramificaciones de galactosa enlazadas en 6. Puede haber sustituciones de α(1→5)arabinano en proporción variable en el carbono 3 de los restos de galactosa, lo que recibe el nombre de arabinogalactano I. El **arabinogalactano II** es más abundante y contiene restos de D-galactosa enlazados en 3, 6, y 3, 6, y de L-arabinosa enlazados en 3 y 5. Tanto la arabinosa como la galactosa pueden asociarse a ácido ferúlico mediante un enlace éster, lo que posibilita la formación de enlaces entre distintas cadenas mediante puentes diferulil por la acción de las peroxidasas presentes en las paredes celulares.

4.1.4. Las proteínas estructurales presentan secuencias repetitivas

Las paredes celulares contienen también diferentes proteínas, tanto estructurales como enzimáticas, que en las paredes primarias llegan a constituir el 10 % de su peso. La mayoría corresponde a glicoproteínas, aunque el grado de glicosilación es muy variable, caracterizándose también por la presencia de secuencias repetitivas que pueden ser compartidas entre varias. Entre las proteínas estructurales, **la proteína rica en hidroxiproli-**

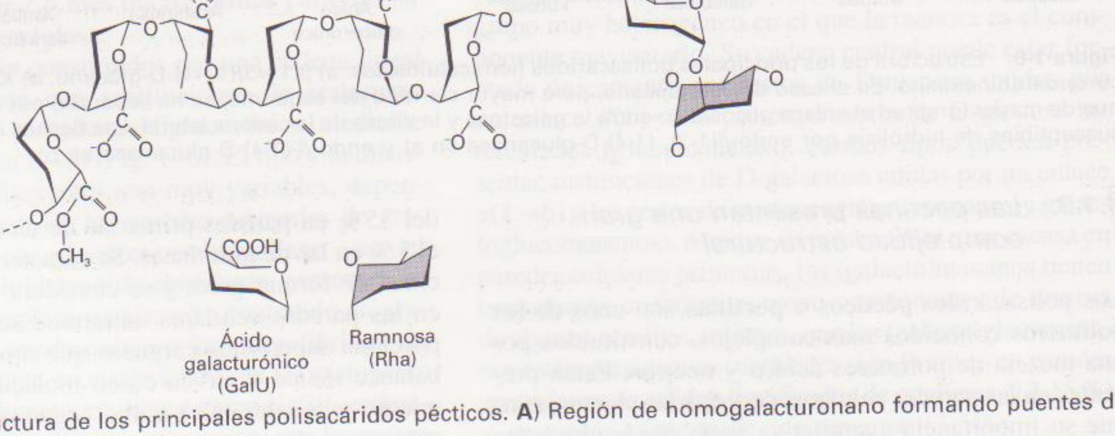


Figura 1-7. Estructura de los principales polisacáridos pécticos. **A)** Región de homogalacturonano formando puentes de calcio. **B)** Ramnogalacturonano I.

na (extensina) es la mejor caracterizada de todas ellas. Esta glicoproteína debe su nombre a la presencia de hidroxiprolina (Hyp) como aminoácido mayoritario (~46 %), que junto a otros cinco aminoácidos (serina, histidina, valina, tirosina y lisina) constituye más del 90 % de la misma. Está formada por numerosas secuencias repetidas de serina-$(Hyp)_4$ y tirosina-lisina-tirosina, responsables de su estructura secundaria y terciaria. Los residuos de tirosina pueden formar puentes intramoleculares de isoditirosina, que aumentan la rigidez y el carácter hidrófobo de la molécula. La glicosilación de la proteína tiene lugar a través de serina e hidroxiprolina, de manera que la serina se encuentra unida a un resto de galactosa, mientras que la hidroxiprolina sirve de anclaje a tri o tetraarabinanos que sirven para estabilizar la estructura de la proteína. Otras proteínas relacionadas son las proteínas ricas en prolina y las proteínas ricas en glicina, mientras que las gramíneas contienen proteínas ricas en treonina y proteínas ricas en histidina, similares a la extensina de dicotiledóneas. Todas estas proteínas se presentan en diferentes cantidades en las paredes de los diferentes tipos de células, por lo que se asume que tienen funciones específicas en cada tipo de células. Aunque no hay pruebas directas de cuáles pueden ser estas funciones, probablemente todas tengan importancia estructural, así como en la morfogénesis (véase Capítulo 18). Por el contrario, las **proteínas-arabinogalactano** son proteínas solubles que no están covalentemente enlazadas a la pared celular, por lo que no tienen una función estructural y, posiblemente, participen en la diferenciación (véase Capítulo 18).

4.1.5. *La diversidad de las enzimas asociadas a las paredes es una muestra de su dinamismo*

Las paredes celulares contienen también diferentes tipos de enzimas que les confieren una alta actividad metabólica. Prácticamente todas son glicoproteínas, aunque su grado de asociación, tipo de acción y función pueden ser muy diferentes. Todas ellas son enzimas que utilizan sustratos sencillos (O_2, H_2O_2, H_2O) compatibles con las condiciones existentes en el apoplasto, con pH óptimo entre 4.0 y 6.0. La misma actividad enzimática suele estar presente en las paredes con diferente grado de asociación; así, las mismas enzimas pueden estar solubles en el apoplasto y enlazadas a las paredes de forma iónica y covalente. Aunque esta diversidad en el grado de asociación es un hecho generalizable a la mayoría de las enzimas de la pared, no se conoce su significado funcional.

El Cuadro 1-4 resume los principales grupos de enzimas presentes en las paredes. En general, se han detectado actividades enzimáticas capaces de actuar sobre prácticamente todos los componentes estructurales de las paredes celulares, incluidas las de los patógenos, así como sobre distintas sustancias presentes en el apoplasto. Si consideramos los polisacáridos estructurales, la dotación de glicanasas presentes en las paredes sería suficiente para degradarlos casi completamente. Sin embargo, esto no ocurre *in vivo*, es decir, la regulación de su actividad es un imperativo biológico. Las pruebas experimentales sobre la regulación de dichas enzimas, la accesibilidad del sustrato, la actividad *in vivo* de las distintas formas presentes, etc., todavía son escasas y no permiten establecer un mecanismo generalizable de regulación de su actividad.

En la pared celular se encuentran también las **expansinas**, proteínas de pequeño tamaño que inducen la extensión de la pared *in vitro*, probablemente rompiendo los enlaces de hidrógeno entre los polisacáridos de la matriz y la celulosa. No tienen actividad hidrolítica ni transglicosilasa y son las únicas proteínas asociadas a la pared capaces de inducir la extensión de la misma *in vitro* (véase Capítulo 19).

4.1.6. *La presencia de lignina proporciona una mayor resistencia y rigidez a las paredes celulares*

La **lignina** es un polímero complejo constituido a partir de los alcoholes aromáticos *p*-cumarílico, coniferílico y sinapílico, unidos entre sí por enlaces éter o carbono-carbono (véase Capítulo 17). La composición monomérica, así como el tipo de enlaces entre ellos y su organización en la macromolécula varían entre las diferentes especies. La polimerización puede tener lugar mientras estén disponibles tanto precursores activados como espacio en la pared, de manera, que la molécula tiende a llenar todo el espacio en la pared no ocupado por otras macromoléculas, desplazando el agua. La estructura polimérica de la lignina no sólo se entrelaza con las microfibrillas de celulosa, sino que también se une a las hemicelulosas (arabinoxilano) y pectinas (arabinogalactano) mediante enlaces éster a través de sus restos hidroxicinámicos.

El resultado es una red hidrófoba que rodea los demás componentes de la pared a la que confiere una mayor resistencia tanto física como química, además de una gran rigidez. Es especialmente abundante (20-30 % del peso de la pared) en células conductoras (vasos xilemáticos) y estructurales (fibras) con engrosamiento secundario.

4.2. La estructura de las paredes es el resultado de una serie de redes poliméricas entrelazadas

La pared celular es una entidad molecular compleja, formada por distintos componentes capaces de autoensamblarse. A pesar del avance en el conocimiento de la pared celular durante los últimos 30 años, la estructura de la pared celular primaria sigue sin conocerse com-

Cuadro 1-4. Principales tipos de enzimas asociadas a las paredes celulares

Enzima	Sustrato	Función
Oxidorreductasas		
Peroxidasas	Tirosina (proteínas ricas en hidroxiprolina)/H_2O_2	Formación de puentes de isoditirosina
	Fenil ésteres (pectinas, arabinoxilano)/H_2O_2	Formación de puentes difenil
	Monolignoles/H_2O_2	Lignificación
Malato dehidrogenasa	Malato/NAD^+	Formación de NADH
NADH oxidasa	NADH/O_2	Formación de H_2O_2
Lacasas	Monolignoles/O_2	Lignificación
Hidrolasas		
Exo-glicanasas	Hemicelulosas y pectinas	Eliminación de monosacáridos de los extremos no reductores
Endo-glicanasas	Hemicelulosas y pectinas	Despolimerización
Pectín-metil esterasa	Poligalacturonosil metil ésteres	Desesterificación de pectinas
Transglicosilasas		
Xiloglucano endo-transglicosilasa	Xiloglucano	Extensión de la pared celular Incorporación de nuevas cadenas de xiloglucano

pletamente. Desde el primer modelo propuesto por el grupo de Albersheim, los distintos modelos que se fueron proponiendo al conocerse más los distintos componentes de la pared se basaban en que los polisacáridos matriciales estarían unidos entre sí por enlaces covalentes y a las microfibrillas de celulosa por puentes de hidrógeno a través del xiloglucano. Sin embargo, los enlaces covalentes entre hemicelulosas y pectinas no se han podido confirmar y los modelos actuales se basan en la existencia de redes independientes pero que interactúan entre sí: una formada por la unión de celulosa y hemicelulosas (generalmente xiloglucano y, en gramíneas, glucuronoarabinoxilano); otra formada por polisacáridos pécticos que estaría embebiendo a la anterior y una tercera formada por proteínas o fenilpropanoides (Fig. 1-8). Sin embargo, aunque se conocen los tipos de dominios estructurales presentes en hemicelulosas y pectinas, no sabemos cómo contribuyen individualmente al establecimiento y mantenimiento de las redes o cómo influyen en las propiedades de la pared. En los últimos años, la utilización de técnicas no destructivas (RMN, FTIR) en el estudio de las paredes celulares está permitiendo un mayor conocimiento de los tipos de enlaces entre los distintos componentes de la pared, así como la disposición de los mismos.

4.3. Biogénesis de la pared celular

A lo largo de la vida de una célula, desde su formación (citoquinesis) hasta que alcanza su forma y tamaño definitivos, la composición y estructura de su pared sufren cambios continuos, que implican la síntesis e incorporación de nuevos componentes (polisacáridos, proteínas y fenoles) en la misma. En esta sección trataremos la síntesis de los polisacáridos estructurales (celulosa y polisacáridos matriciales), ya que la síntesis del resto de los componentes se trata en otros capítulos.

4.3.1. La celulosa se sintetiza en la superficie de la membrana plasmática

La síntesis de **celulosa** en las plantas tiene lugar en la membrana plasmática, catalizada por un complejo multienzimático (roseta), que sintetiza de forma simultánea numerosas cadenas de β-glucano que se asocian para formar una microfibrilla de celulosa cristalina. Estas rosetas se observan por criofractura en el extremo de las microfibrillas en crecimiento y su aparición en las membranas coincide con la síntesis de celulosa. Sin embargo, aunque la celulosa es una molécula relativamente simple, y su biosíntesis tiene lugar en casi todas las células de las plantas, la síntesis *in vitro* de este polímero ha tenido un éxito muy escaso, probablemente debido a que la actividad depende de la orientación de las rosetas en la membrana, por lo que el aislamiento de las membranas provoca la pérdida de la capacidad de síntesis de celulosa. De todas formas, se ha podido identificar la UDP-glucosa, originada a partir de la sacarosa por la acción de la sacarosa sintasa, como el precursor más probable (Cuadro 1-5).

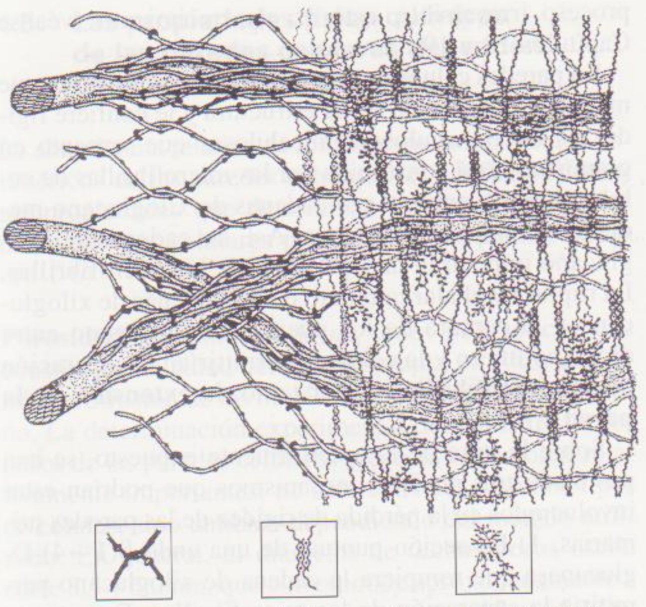

Xiloglucano
Ácido poligalacturónico con puentes de calcio
Ramnogalacturonano I con cadenas de arabinogalactano

Figura 1-8. Representación esquemática de la estructura de la pared celular primaria de una planta dicotiledónea. Modelo de redes interdependientes entre los distintos componentes de la pared celular. Adaptado de: Carpita, N. C. y Gibeaut, D. M. *Plant J*, 3: 1-30, 1993.

Por el contrario, la síntesis de celulosa por la bacteria *Acetobacter xylinum* ha sido completamente caracterizada, lo que ha permitido conocer la secuencia genómica que codifica esta proteína. Desgraciadamente, la utilización de la secuencia de la subunidad catalítica de la celulosa sintasa de *A. xylinum* como sonda en las genotecas de cDNA vegetal no ha permitido hasta el momento identificar ningún gen homólogo. Sin embargo, recientemente se ha caracterizado un mutante termosensible de *Arabidopsis thaliana* alterado en la síntesis de celulosa. Este mutante (*rsw1*), a temperatura restrictiva (31°C) presenta menores niveles de celulosa cristalina que la variedad silvestre al tiempo que acumula β(1→4)-glucano no cristalino, observándose también la disgregación de los complejos (rosetas) de la celulosa sintasa en la membrana plasmática. Los resultados obtenidos indican que la cristalización de las **microfibrillas** requiere la unión correcta del producto del gen RSW1 en los complejos, mientras que la biosíntesis del β-glucano no la necesita. Por otra parte, la transformación del mutante con el gen RSW1 restaura el fenotipo normal. Esta complementación es la primera evidencia de la participación de un gen en la formación de las microfibrillas de celulosa. Por otra parte, en plantas de algodón se han identificado dos genes (CelA1 y CelA2) que presentan regiones muy conservadas relacionadas con la subunidad catalítica de *β*-glicosiltransferasas de bacterias. Aunque la expresión de estos genes presenta una alta correlación con la velocidad de síntesis de celulosa, todavía no hay pruebas concluyentes de su intervención en este proceso.

Cuadro 1-5. Nucleótidos utilizados como precursores en la síntesis de los polisacáridos estructurales

Nucleótido precursor	Polisacárido
UDP-glucosa, UDP-xilosa, GDP-fucosa	xiloglucano
UDP-glucosa	celulosa, glucano mixto
UDP-xilosa, UDP-arabinosa, UDP-glucurónico	xilanos
UDP-galactosa, UDP-galacturónico	pectinas
GDP-glucosa, GDP-manosa	mananos

4.3.2. El aparato de Golgi se encarga de la síntesis de los polisacáridos matriciales

Los polisacáridos no celulósicos se sintetizan en el **aparato de Golgi**, se empaquetan en vesículas secretoras y se exportan a la superficie donde se integran con las microfibrillas de celulosa. A pesar de que su estructura es más compleja que la de la celulosa, se ha conseguido la síntesis *in vitro* de la mayor parte de ellos, ya que las membranas aisladas retienen gran parte de la actividad de las glicosiltransferasas implicadas, lo que ha permitido su caracterización, al menos parcial. En todos los casos identificados hasta el momento se ha comprobado que se trata de proteínas unidas a membranas que utilizan como precursores los nucleótidos de los monosacáridos (Cuadro 1-5). Sin embargo, aunque las preparaciones de membranas son capaces de incorporar precursores marcados en polisacáridos, no se han caracterizado los productos en todos los casos, por lo que no es posible asegurar qué tipos de glicosiltransferasas están actuando. Las síntesis mejor conocidas son las de los glucanos no celulósicos (xiloglucano, galactomananos y glucano mixto) entre las de hemicelulosas y la del homogalacturonano entre las de pectinas.

El **xiloglucano** se sintetiza por la acción simultánea de glucosil y xilosiltransferasas que utilizan UDP-glucosa y UDP-xilosa, respectivamente, mientras que el resto de los azúcares de las cadenas laterales se une de forma independiente. Así, aunque no se tiene mucha información acerca de la unión de galactosa, se sabe que la adición de fucosa tiene lugar por una fucosiltransferasa que transfiere un resto de fucosa a partir de GDP-fucosa al xiloglucano previamente galactosilado.

El **glucano mixto**, polisacárido típico de las paredes celulares de gramíneas, está constituido por restos de glucosa unidos por enlaces β(1→3) y β(1→4), distribuidos regularmente a lo largo de la molécula. Las membranas aisladas sintetizan, a partir de UDP-glucosa, un polisacárido idéntico al producido *in vivo*; sin embargo, todavía no se sabe si una única glucosiltransferasa cataliza la formación de los dos tipos de enlaces, o si se trata de dos glucosiltransferasas, cada una responsable de uno de los dos tipos de enlace, que actúan de forma coordinada.

La síntesis de **galactomananos** se ha estudiado en endospermo de semillas que lo acumulan como sustancia de reserva. Interactúan dos enzimas, una $\beta(1 \rightarrow 4)$-manosiltransferasa dependiente de GDP-manosa y una $\alpha(1 \rightarrow 6)$-galactosiltransferasa dependiente de UDP-galactosa muy específica, que regula el grado de sustitución y la distribución de los sustituyentes a lo largo de la cadena de manano.

En cuanto a las **pectinas**, se ha demostrado que la síntesis de homogalacturonano a partir de UDP-galacturónico tiene lugar en el aparato de Golgi. Por otra parte, también se ha identificado una metiltransferasa que, utilizando S-adenosil metionina como donador de los grupos metilo, da lugar a la metil-esterificación de los restos galacturonosil de las pectinas. En general, las pectinas se sintetizan en el aparato de Golgi con un alto grado de metilesterificación, que disminuye posteriormente en la pared celular por la acción de pectinmetilesterasas.

4.4. Las paredes celulares primarias son capaces de extenderse

Como hemos visto al inicio del apartado 4 de este capítulo, la pared celular limita el volumen de las células. Sin embargo, las células, una vez que se forman por división celular, han de crecer, esto es, aumentar irreversiblemente de tamaño. Así, nos encontramos con la paradoja de que las paredes celulares han de limitar el aumento de volumen del protoplasto, al mismo tiempo que han de permitir el crecimiento de las células. Únicamente las paredes primarias serán capaces de disminuir su rigidez, permitiendo un cierto grado de extensión por la presión de turgencia, para volver a aumentar su rigidez a continuación, fijando dicha extensión y evitando el aumento ilimitado del volumen del protoplasto y, por tanto, su explosión. Además, la pared no sólo controla el crecimiento de la célula, sino que también condiciona su dirección. La anisotropía de las paredes, basada fundamentalmente en la disposición de las microfibrillas de celulosa, será la responsable de la dirección del crecimiento.

La pared celular primaria está constituida por celulosa, hemicelulosas, pectinas y una pequeña cantidad de proteínas estructurales. Dicha pared, inicialmente rígida, ha de sufrir una serie de modificaciones bioquímicas que disminuyan su rigidez, aumenten su capacidad de extenderse bajo la acción de la **presión de turgencia**, que actúa como fuerza conductora, y permitan el incremento en volumen del protoplasto. La formación de nuevos enlaces y la incorporación de nuevos componentes a la pared la transformará otra vez en una pared rígida, lo que convierte el incremento de volumen en un proceso irreversible, esto es, en crecimiento (véanse Capítulos 18 y 19).

En paredes celulares primarias, la red polimérica que mantiene la cohesión de su estructura y le confiere rigidez es la red celulosa-hemicelulosas que, excepto en gramíneas, está constituida por las microfibrillas de celulosa unidas entre sí por cadenas de xiloglucano mediante puentes de hidrógeno. Así, las cadenas de xiloglucano impedirán la separación de las microfibrillas. La ruptura y el alargamiento de las cadenas de xiloglucano y la ruptura de los puentes de hidrógeno entre dicho polímero y la celulosa permitirían la separación de las microfibrillas y, por tanto, la **extensión de la pared**.

Sobre la base de lo anteriormente expuesto, se han postulado tres posibles mecanismos que podrían estar involucrados en la pérdida de rigidez de las paredes primarias. 1) La acción puntual de una endo-$\beta(1 \rightarrow 4)$-D-glucanasa que rompiera la cadena de xiloglucano permitiría la separación de las microfibrillas. Este mecanismo necesitaría la incorporación de nuevas cadenas de xiloglucano para evitar el progresivo debilitamiento de la estructura. 2) La xiloglucano-endotransglicosilasa (XET), al alargar las cadenas de xiloglucano, permitiría una mayor separación entre las microfibrillas sin debilitar la estructura de la red polimérica. Esta misma enzima participaría en la incorporación a la red de las cadenas de xiloglucano sintetizadas *de novo*. 3) Las expansinas romperían puntualmente los puentes de hidrógeno entre las cadenas de glucano de las microfibrillas y las cadenas de xiloglucano. Al estar la pared sometida a tensión, aunque dichos puentes se volverían a formar de manera espontánea, lo harían en distinta posición, contribuyendo a fijar la extensión.

Los factores necesarios para que los tres mecanismos propuestos anteriormente puedan tener lugar, parecen estar presentes en todas las paredes celulares. Sin embargo, ni la glucanasa ni la XET son capaces de inducir *in vitro* la extensión de las paredes aisladas, mientras que la expansina sí lo hace. Por ello, actualmente se piensa que la expansina es imprescindible para que tenga lugar la extensión de la pared, si bien tanto las glicanasas como la XET cooperarían en la modulación del mecanismo de pérdida de rigidez de la pared celular.

Al mismo tiempo que las paredes primarias se extienden por la repetición del ciclo de extensión de la misma, la síntesis de nuevos componentes así como su incorporación en la estructura de la pared con la formación de puentes interpoliméricos, puentes diferulil e isoditirosina, catalizada por la acción de las peroxidasas, disminuyen progresivamente su extensibilidad y dan lugar al cese del crecimiento celular. La red de pectinas, unida por puentes diferulil, y la de proteínas ricas en hidroxiprolina, unida por puentes de isoditirosina, se entrelazan con la red celulosa-hemicelulosas y restringen la separación de las microfibrillas y, por tanto, la extensión de la pared.

4.5. Las propiedades físico-químicas de las paredes celulares dependen de su composición

La abundancia relativa de los diversos componentes poliméricos de las paredes celulares les confiere diferentes propiedades que determinan las funciones de los distintos tipos celulares presentes en las plantas (Cuadro 1-6).

Porosidad. El entramado de redes poliméricas que constituyen la pared celular representa un filtro que limita la difusión de las moléculas en función de su tamaño. La determinación experimental del diámetro de los poros de las paredes celulares presenta variaciones relativamente importantes, no sólo entre los distintos tipos de células, sino también dependiendo del método utilizado. En general, el diámetro de dichos poros oscila entre 3.5 y 6.0 nm, que corresponde aproximadamente a un abanico de masas moleculares entre 13 y 65 kDa. Evidentemente, el tamaño de los poros no supone ninguna restricción a la difusión de las moléculas de pequeño tamaño como sacarosa, aminoácidos, fitohormonas, etc. Sin embargo, tendrá una gran importancia en el caso de macromoléculas como proteínas y polisacáridos, al restringir su movilidad a través de la pared.

Carga eléctrica. En general, las paredes celulares en el margen de su pH fisiológico (4.5-6.0) tienen una carga neta negativa debido a los grupos carboxilo de los restos galacturonosil de las pectinas y glucuronosil de los xilanos. Esta carga eléctrica puede contrarrestarse, en parte, por las proteínas cargadas positivamente y por la presencia de cationes, fundamentalmente Ca^{2+}.

Cohesión celular. La zona más externa de las paredes celulares, la **lámina media**, está enriquecida en pectinas que, a través de la formación de puentes de calcio en las regiones de homogalacturonano (estructura en caja de huevos), actúan como sustancias cementantes, uniendo las paredes de las células contiguas.

Cuadro 1-6. Relación entre los componentes de las paredes celulares y las propiedades funcionales de las mismas

Componente	Propiedades funcionales
Pectinas	Porosidad. Carga eléctrica. Cohesión celular
Celulosa	Resistencia mecánica en la dirección en la que están orientadas las microfibrillas
Lignina	Carácter hidrófobo. Resistencia mecánica
Cutina	Impermeabilización
Suberina	Impermeabilización
Proteínas ricas en hidroxiprolina	Resistencia química

Hidratación y naturaleza hidrófoba. En general, los polisacáridos son hidrófilos de tal forma que las paredes, en principio, presentarán una fase acuosa que permitirá el movimiento de los solutos, siempre y cuando su difusión no se vea restringida por la carga eléctrica o superen el tamaño de los poros. Así, las paredes primarias presentan un contenido en agua de alrededor del 65 %. Sin embargo, las paredes celulares secundarias, según el patrón de diferenciación celular que sigan, pueden acumular lignina que, al ser de naturaleza hidrófoba desplaza el agua e impermeabiliza la pared. El depósito de **suberina** (paredes radiales de las células de la endodermis) y **cutina** (células epidérmicas), compuestos de naturaleza hidrófoba, también impermeabiliza la pared. La impermeabilidad de las paredes, que impide el tráfico de sustancias hidrosolubles entre las distintas células, hace necesaria la aparición de estructuras especiales como plasmodesmos, punteaduras, placas cribosas, etc., que permitan dicho transporte en zonas localizadas.

Resistencia química. Las paredes, además de constituir una barrera física que limita el acceso de patógenos al protoplasto, contienen estructuras relativamente resistentes a la degradación química. Así, las **microfibrillas de celulosa**, al presentar un alto grado de empaquetamiento de las cadenas de β-(1→4)-D-glucano, dificultan la degradación por celulasas de origen bacteriano. Otro polímero resistente a la degradación enzimática es la **lignina**. Las **proteínas ricas en hidroxiprolina**, insolubles en las paredes celulares por la existencia de puentes de isoditirosina, constituyen una estructura altamente resistente a la degradación por proteasas debido a la abundancia de restos de hidroxiprolina. La acumulación de estos compuestos, proteínas ricas en hidroxiprolina en paredes primarias y lignina en las secundarias, ofrece una barrera pasiva a la penetración de microorganismos. Sin embargo, la pared no sólo es una barrera pasiva, sino que también puede responder activamente a estímulos externos, aumentando la síntesis de proteínas ricas en hidroxiprolina, la síntesis de fitoalexinas (véanse Capítulos 17 y 30), etc.

Resistencia mecánica. Los dos polímeros que confieren resistencia mecánica a las paredes celulares son la celulosa y la lignina. Consideradas individualmente cada una de las microfibrillas de celulosa, y debido a su estructura de tipo **pseudocristalino**, ofrecen gran resistencia mecánica en la dirección de la fibra, mientras que en la dirección perpendicular la resistencia será mínima. Es decir, el ordenamiento paralelo de las microfibrillas da lugar a una gran resistencia mecánica en la dirección de las microfibrillas. La combinación de capas sucesivas de pared celular, cada una de ellas con ordenamiento paralelo de sus microfibrillas, pero con diferente orientación entre sí, conferirá al conjunto de la pared celular una gran resistencia mecánica en las distintas direcciones. Aunque no se conoce el mecanismo de control de la dirección en que se depositan las microfibrillas sintetizadas *de novo* por los complejos terminales (rosetas) de la membrana plasmática, sí se sabe que está relacionado con la disposición de los microtúbulos.

RESUMEN

Las células están constituidas por distintos compartimentos con funciones diferentes. Esta compartimentación está basada en las características estructurales y funcionales de las membranas. El carácter hidrófobo de las membranas permite separar las fases acuosas de los distintos compartimentos, al mismo tiempo que constituye el soporte físico de aquellas reacciones que no tendrían lugar en presencia de un medio hidrófilo. Además, la diferente dotación proteica de las distintas membranas de la célula permite diferentes mecanismos específicos de transporte a través de las mismas y, en consecuencia, la existencia de ambientes químicos diferenciados en cada uno de los compartimentos. Este diferente ambiente químico, a su vez, permite la especialización metabólica de los distintos compartimentos.

Por otra parte, la pared celular de las células vegetales les permite independizarse de las condiciones osmóticas del apoplasto, a la vez que les proporcionan la forma y el tamaño. Además, las diferencias en la composición y estructura de las paredes, al condicionar sus propiedades, determinan la funcionalidad de los distintos tipos celulares presentes en las plantas.

En resumen, podríamos decir que mientras que las membranas permiten la especialización de los distintos compartimentos celulares, las paredes son uno de los rasgos más característicos de la especialización celular.

PROBLEMAS Y CUESTIONES

1. Defina los conceptos de simplasto y apoplasto.
2. ¿Qué ventajas tienen las plantas cuyas células presentan membranas con un mayor porcentaje de ácidos grasos insaturados?
3. ¿Qué características de las membranas permiten la compartimentación celular?
4. ¿Podrían sobrevivir las células vegetales sin pared celular?
5. ¿Dónde tiene lugar la síntesis de los polisacáridos estructurales de las paredes celulares?
6. ¿Qué papel se ha postulado para las expansinas en el crecimiento celular?

BIBLIOGRAFÍA RECOMENDADA

1. Carpita, N.: «Structure and biosynthesis of plant cell walls». En: *Plant Metabolism.* 2.ª ed. D. T. Dennis, D. H. Turpin, D. D. Lefebvre y D. B. Layzell (eds.). pp. 124-147. Addison Wesley Longman, Essex (Inglaterra), 1997.
2. Chapple, C., Carpita, N.: «Plant cell walls as targets for biotechnology». *Curr Opin Plant Biol* 1: 179-185, 1998.
3. Cosgrove, D. J.: «Assembly and enlargement of the primary cell wall in plants». *Annu Rev Cell Dev Biol,* 13: 171-201, 1997.
4. Murata, N., Los, D. A.: «Membrane fluidity and temperature perception». *Plant Physiol,* 115: 875-879, 1997.
5. Nicol, F., Höfte, H.: «Plant cell expansion: scaling the wall». *Curr Opin Plant Biol,* 1: 12-17, 1998.
6. Nishitani, K.: «Construction and restructuring of the cellulose-xyloglucan framework in the apoplast as mediated by the xyloglucan-related protein family-A hypothetical scheme». *J Plant Res,* 111: 159-166, 1998.
7. Reid, J. S. G.: «Carbohydrate metabolism: Structural carbohydrates». En: *Plant Biochemistry,* P. M. Dey y J. B. Harborne (eds.). pp. 205-236. Academic Press, San Diego (USA), 1997.
8. Taylor, C. B.: «Factories of the future? Metabolic engineering in plant cells». *Plant Cell,* 10: 641-644, 1998.
9. Zarra, I., Revilla, G.: «Pared celular. Estructura y función». En: *Fisiología y Bioquímica Vegetal.* J. Azcón-Bieto y M. Talón (eds.). pp. 1-24. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, 1993.

CAPÍTULO 2

EL AGUA EN LA PLANTA

Manuel Sánchez-Díaz y Jone Aguirreolea

1. Introducción. 2. Propiedades del agua. 3. Cuantificación y terminología del estado hídrico en la planta. 4. Relaciones hídricas en células y tejidos. 5. Medida del potencial hídrico y sus componentes. 6. Movimiento del agua.

1. INTRODUCCIÓN

La vida está íntimamente asociada al agua, muy especialmente en su estado líquido, y su importancia para los seres vivos es consecuencia de sus propiedades físicas y químicas exclusivas. El agua es la forma en la cual el átomo de H, elemento esencial en todas las moléculas orgánicas, es absorbido y, posteriormente, asimilado durante la fotosíntesis (véanse Capítulos 10 y 11). Por tanto, ha de considerarse como un nutriente para la planta, de la misma manera que lo son el CO_2 o el NO_3^-. No obstante, la cantidad de agua que se requiere para el proceso fotosintético es pequeña y sólo constituye, aproximadamente, un 0.01 % de la cantidad total utilizada por la planta. La razón de esta baja utilización es que la mayoría de las funciones en las cuales participa son de naturaleza física. El agua es un disolvente para muchas sustancias tales como sales inorgánicas, azúcares y aniones orgánicos y constituye un medio en el cual tienen lugar todas las reacciones bioquímicas. Las moléculas de agua se adsorben en las superficies de las partículas formando capas de hidratación, que influyen en las reacciones físicas y químicas. El agua, en su forma líquida, permite la difusión y el flujo masivo de solutos y, por esta razón, es esencial para el transporte y distribución de nutrientes y metabolitos en toda la planta. También es importante el agua en las vacuolas de las células vegetales, ya que ejerce presión sobre el protoplasma y la pared celular, manteniendo así la turgencia en hojas, raíces y otros órganos de la planta. Con excepción de algunos tipos de semillas y unas pocas especies vegetales, la deshidratación de los tejidos por debajo de un nivel crítico se acompaña de cambios irreversibles en la estructura y, finalmente, de la muerte de la planta.

El agua, que es el componente mayoritario en la planta (aproximadamente un 80-90 % del peso fresco en plantas herbáceas y más del 50 % de las partes leñosas) afecta, directa o indirectamente, a la mayoría de los procesos fisiológicos. Por todo ello, la fisiología vegetal es, en gran medida, el estudio de las relaciones hídricas.

2. PROPIEDADES DEL AGUA

El agua es un compuesto muy peculiar. A diferencia de los hidruros de no metales (por ejemplo, el sulfuro de hidrógeno, H_2S, o el amoníaco, NH_3), que son gases a temperatura ambiente, el agua es líquida. La razón de ello y de la mayoría de las propiedades poco corrientes del agua es que sus moléculas son **polares** y forman **puentes de hidrógeno** entre sí (Fig. 2-1); esto ocasiona un aumento en las temperaturas de fusión y ebullición.

Se denomina **cohesión** a la tendencia de las moléculas de agua a permanecer unidas por los puentes de hidrógeno. Esta es la razón de por qué las columnas finas de agua en los vasos xilemáticos pueden ascender sin romperse hasta la cima de un árbol; la cohesión imprime a la columna una tensión muy alta (véase Capítulo 4). Las moléculas de agua son también atraídas por otras moléculas polares y, por tanto, mojan superficies sólidas tales como el vidrio o las paredes celulares y forman **capas de hidratación** alrededor de iones y de macromoléculas tales como proteínas.

La cohesión de las moléculas de agua hace que se requiera una cantidad de energía muy elevada para provocar la evaporación; ésta es la razón de por qué la transpiración en las hojas tiene un efecto importante de

INSTITUTO PROFESIONAL DuocUC
BIBLIOTECA SEDE VALPARAISO

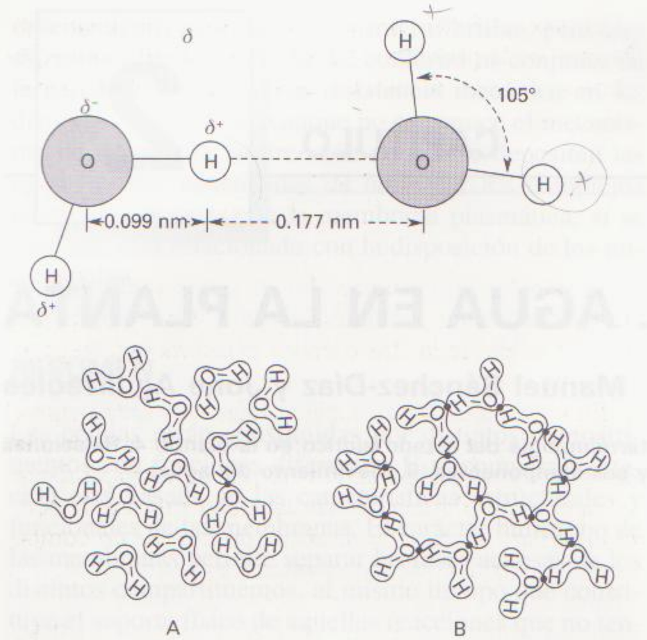


Figura 2-1. *Parte superior.* Diagrama esquemático de dos moléculas de agua unidas por un puente de hidrógeno. Este puente electrostático se basa en la naturaleza dipolar de la molécula: exceso de carga positiva en el H; exceso de carga negativa en el O. El puente posee una energía relativamente menor (aproximadamente 20 kJ mol^{-1}) que el enlace covalente (aproximadamente 400 kJ mol^{-1}). *Parte inferior.* Estructura del agua en la proximidad de a) 100 °C y b) 0 °C. Los puentes de H se indican mediante puntos negros (adaptado de Nobel 1974, Meidner y Sheriff 1976).

enfriamiento (véase Capítulo 3). Por otra parte, el empaquetamiento de las moléculas de agua en el estado líquido mediante puentes de hidrógeno es, de hecho, más eficaz (más moléculas por unidad de volumen) que en el estado sólido (hielo). Por ello el agua se expande cuando se congela, y existe riesgo de lesión tisular si se congela el agua celular.

3. CUANTIFICACIÓN Y TERMINOLOGÍA DEL ESTADO HÍDRICO EN LA PLANTA

Como base para comprender las relaciones planta-agua, se hace necesario definir y determinar el estado hídrico a nivel de célula, de órgano o, incluso, de planta entera.

3.1. El contenido hídrico relativo representa la cantidad de agua de un tejido en comparación con la que podría contener en hidratación completa

El estado hídrico de las plantas se puede estudiar en términos de **contenido hídrico** (CH), expresado como porcentaje del peso seco:

$$\mathrm{CH} = \frac{P_f - P_s}{P_s} 100 \qquad [2\text{-}1]$$

siendo:

P_f, peso fresco de la muestra

P_s, peso seco de la muestra, determinado después de mantenerla en estufa a 80 °C durante 24 horas.

No obstante, debido a que el peso seco puede experimentar cambios diarios y estacionales, las determinaciones comparativas del contenido hídrico basadas en el peso seco no son satisfactorias. Igualmente, si se expresa el contenido hídrico en relación al peso fresco, persisten los problemas que conlleva la modificación del peso seco y, además, se minimizan los cambios en el contenido hídrico. Así, por ejemplo, una reducción del 85 al 80 % en el contenido hídrico, expresado en función del peso fresco, parece una disminución muy pequeña y, sin embargo, puede suponer una pérdida del 30 % en relación con el contenido hídrico original.

Una forma de eliminar estos problemas consiste en expresar el contenido hídrico sobre la base del contenido hídrico a **plena turgencia**, es decir, al peso turgente (P_t), pasando a denominarse **contenido hídrico relativo** (CHR) o el parámetro complementario **déficit de saturación hídrica** (DSH):

$$\mathrm{CHR} = \frac{P_f - P_s}{P_t - P_s} 100 \qquad [2\text{-}2]$$

$$\mathrm{DSH} = \frac{P_t - P_f}{P_t - P_s} 100 \qquad [2\text{-}3]$$

El CHR y el DSH están relacionados de la siguiente manera:

$$\mathrm{CHR} = 100\text{-}\mathrm{DSH} \quad \text{ó} \quad \mathrm{CHR} + \mathrm{DSH} = 100 \qquad [2\text{-}4]$$

Por tanto, el CHR adquiere valores comprendidos en el siguiente intervalo:

$$0 < \mathrm{CHR} \leqslant 100 \qquad [2\text{-}5]$$

La relación que existe entre CHR y CH es:

$$\mathrm{CHR} = \mathrm{CH} \frac{P_s}{P_t - P_s} \qquad [2\text{-}6]$$

Determinar el CHR requiere, por tanto, el conocimiento del estado de plena turgencia de la muestra, es decir, del grado de hidratación máxima de las células. La gran ventaja de la plena turgencia es que corresponde a un estado hídrico determinado, independientemente de la especie vegetal.

INSTITUTO PROFESIONAL DuocUC
BIBLIOTECA SEDE VALPARAISO

3.2. La capacidad de las moléculas de agua para moverse en un sistema particular se define como potencial hídrico (Ψ), que es una medida de la energía libre del agua en el sistema

Los conceptos anteriormente descritos (CHR y CH) no permiten determinar el sentido de los intercambios hídricos entre las diferentes partes de una planta ni entre el suelo y la planta. La magnitud que rige los movimientos del agua y que, de manera más frecuente, se ha venido utilizando para expresar el estado hídrico de la planta es el **potencial químico** μ, es decir, la variación de la energía libre (**energía libre de Gibbs**) del agua en un punto, debido a una variación, ∂n, de moles de agua que entran o salen de este punto, siendo constantes los otros parámetros (temperatura, presión, etc.). De donde:

$$\mu = (\partial G/\partial n) \qquad [2\text{-}7]$$

El agua circula entre dos puntos siempre que su potencial termodinámico no sea idéntico entre dichos puntos. El potencial hídrico, Ψ, utilizando por los fisiólogos deriva de esta magnitud. Constituye la resultante de fuerzas de orígenes diversos (osmótica, capilar, de imbibición, turgente...) que liga el agua al suelo o a los diferentes tejidos del vegetal.

El **potencial hídrico** corresponde desde el punto de vista energético al trabajo que habría que suministrar a una unidad de masa de agua «ligada» al suelo, o a los tejidos de una planta, para llevarla de este estado de unión a un estado de referencia, correspondiente al del agua pura (a menudo denominada «libre» por oposición a «ligada») a la misma temperatura y la presión atmosférica. Como se adopta el valor cero para este potencial de referencia, todos los Ψ que caracterizan al agua ligada son negativos, puesto que sería necesario suministrar un trabajo para llevar este agua a un $\Psi = 0$.

La relación entre Ψ y μ se decribe,

$$\Psi = \frac{\mu - \mu^\circ}{V} \qquad [2\text{-}8]$$

siendo:

Ψ, potencial hídrico de la muestra
μ, potencial químico del agua en la muestra
μ°, potencial químico de referencia del agua
V, volumen molar del agua.

La ecuación dimensional del Ψ corresponde a la de una energía o trabajo, por unidad de volumen, es decir $FL/L^3 = F/L^2$. Es la ecuación dimensional de una presión lo que explica que las unidades en las cuales se expresa Ψ sean, frecuentemente, unidades de presión (en unidades SI, la energía se expresa en julios por metro cúbico, $J \cdot m^{-3}$, y la presión en pascales, Pa).

El potencial hídrico puede expresarse, asimismo, en función de la presión de vapor de la atmósfera en equilibrio con la de disolución acuosa, de acuerdo con la expresión:

$$\Psi = \frac{RT}{V}\ln(e/e_o) \qquad [2\text{-}9]$$

Siendo R, la constante de los gases ($8.31\ J\ ^\circ K^{-1}\ mol^{-1}$); T, la temperatura absoluta (°K); e y e_o, la presión de vapor de la atmósfera y de saturación, respectivamente.

En muchos casos, se suele utilizar indistintamente el **volumen molar parcial** y el **volumen molal parcial del agua**. Por definición, el volumen molar parcial es el aumento en volumen de una cantidad infinita de solución molar, V_r, cuando se añade un mol de un componente A, permaneciendo constante el resto:

$$V_A = \partial V_r/\partial n_A \qquad [2\text{-}10]$$

Por el contrario, el volumen molal parcial es el aumento en volumen de una cantidad infinita de solución molal, V_l, cuando se añade un mol de un componente A, permaneciendo constante el resto:

$$V_A = \partial V_l/\partial n_A \qquad [2\text{-}11]$$

No obstante, en la práctica, hay poca diferencia entre el uso de cantidades molares y molales cuando se describe el volumen ocupado por un mol de agua en el sistema ya que, en la mayoría de las ecuaciones que describen las relaciones hídricas, se consideran las disoluciones como ideales.

Si bien el término potencial y, en general, el tratamiento más antiguo que se conoce sobre el uso de los conceptos termodinámicos en plantas corresponde a Tang y Wang (1941), la gran aceptación de estos conceptos se debió a la propuesta conjunta de Taylor y Slatyer sobre una terminología unificada en los estudios de las relaciones planta-suelo-agua, en un congreso sobre Zonas Áridas celebrado en Madrid en 1959.

En un sistema particular, el potencial hídrico total es la suma algebraica de varios componentes:

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_s + \Psi_m + \Psi_g \qquad [2\text{-}12]$$

Siendo Ψ_p, Ψ_s, Ψ_m y Ψ_g, respectivamente, componentes debidos a fuerzas de presión, osmótica, mátrica y gravitacional. El componente de presión (Ψ_p) representa la diferencia en presión hidrostática con la referencia y puede ser positivo o negativo. El componente osmótico (Ψ_s) es consecuencia de los solutos disueltos, disminuye la energía libre del agua y es siempre negativo. Más bien que referirse al **potencial osmótico**, que es negativo, muchas veces se utiliza el término **presión osmótica** ($\Pi = -\Psi_s$). Se puede demostrar que el potencial osmótico se halla relacionado con la **fracción molar del agua** (χ_a) o su **actividad** (a_a) mediante:

$$\Psi_s = \frac{RT}{V} \ln(\gamma_a \chi_a) = \frac{RT}{V} \ln a_a \qquad [2\text{-}13]$$

siendo γ_a un coeficiente de actividad que mide la separación del comportamiento ideal por la solución. A medida que aumenta la concentración de solutos, disminuyen χ_a y Ψ_s. Aunque γ_a es igual a 1 en soluciones muy diluidas, la mayoría de los sistemas vegetales muestra alguna separación del comportamiento ideal. Una aproximación útil de la ecuación 2-13, razonablemente precisa para muchas soluciones biológicas, es la relación de van't Hoff:

$$\Psi_s = -RTc_s \qquad [2\text{-}14]$$

Siendo c_s, la concentración de soluto expresada como mol m^{-3} de disolvente (o, más precisamente, como mol por 10^3 kg de disolvente). El potencial osmótico del jugo celular es aproximadamente -1MPa (Nota: 1MPa = 10^6 Pa). Utilizando la ecuación 2-14 y sustituyendo el valor de RT a 20 °C (2437 J mol^{-1}), da una concentración total de solutos del jugo celular de $-(-10^6/2437) \cong 410$ osmol m^{-3}.

El **potencial mátrico** es similar a Ψ_s, excepto que la reducción de a_a es consecuencia de fuerzas en las superficies de los sólidos. La distinción entre Ψ_s y Ψ_m es, hasta cierto punto, arbitraria puesto que, frecuentemente, es difícil decidir si las partículas son solutos o sólidos, de tal manera que, muy a menudo, se suele incluir Ψ_m en Ψ_s.

El componente gravitacional (Ψ_g) es consecuencia de diferencias en energía potencial debidas a diferencia de altura con el nivel de referencia, siendo positivo si es superior al de referencia, y negativo cuando es inferior:

$$\Psi_g = \rho_a \, g \, h \qquad [2\text{-}15]$$

siendo ρ_a la densidad del agua y h la altura por encima del plano de referencia. Aunque frecuentemente ignorado en sistemas vegetales, Ψ_g aumenta 0.01 MPa m^{-1} por encima del nivel del suelo y, por tanto, ha de incluirse cuando se considera el movimiento en árboles (véase Capítulo 4).

El potencial hídrico caracteriza, igualmente, el estado del vapor en el aire, siendo función de la **humedad relativa**:

$$\Psi = \frac{RT}{V} \ln \frac{HR}{100} \qquad [2\text{-}16]$$

$$\Psi = 4.608 \, T \ln HR/100 \qquad [2\text{-}17]$$

siendo:

Ψ, potencial hídrico en MPa

R, constante de los gases perfectos

V, volumen molar del agua

T, temperatura en grados Kelvin

HR, humedad relativa: e/e_o (Ta) × 100 [e, presión del vapor de agua en el aire; e_o (Ta), presión del vapor saturante del vapor de agua en el aire, a la temperatura del aire, Ta].

3.3. El potencial hídrico en las células vegetales está determinado, fundamentalmente, por el potencial osmótico (Ψ_s) y por el potencial de presión (Ψ_p)

El potencial hídrico de la planta (Ψ), consta de tres componentes:

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_s + \Psi_m \qquad [2\text{-}18]$$

siendo Ψ_p, Ψ_s y Ψ_m los potenciales de presión, solutos y mátricos, respectivamente, en una célula o tejido vegetal. Para entender la naturaleza y contribución de los diferentes potenciales componentes del Ψ, consideremos una célula adulta (Fig. 2-2) que consta de tres fases distintas: una pared celular elástica, el citoplasma con el núcleo y los orgánulos y, por último, una vacuola central que contiene una solución diluida de azúcares, iones, ácidos orgánicos, etc. (véase Capítulo 1). La vacuola, que llega a ocupar entre el 80 y el 90 % del volumen total de tal célula, se halla rodeada por el tonoplasto, que es también una membrana semipermeable. Se considera, por tanto, que los intercambios de agua celular están controlados por la vacuola y, además, que la célula parenquimática madura se comporta como un

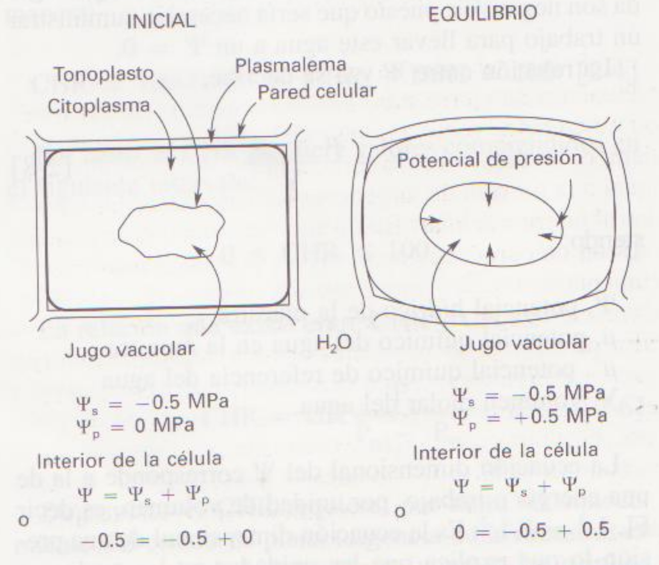


Figura 2-2. Movimiento del agua entre los distintos compartimentos de una célula vegetal adulta colocada en agua ($\Psi = 0$) (potencial osmótico del jugo vacuolar, $\Psi_s = -0.5$ MPa) (adaptado de Azcón-Bieto y Talón, 1993).

osmómetro. En tal situación, se desprecia la contribución de la matriz ($\Psi_m = 0$), quedando:

$$\Psi = \Psi_p + \Psi_s \qquad [2\text{-}19]$$

3.3.1. *El potencial osmótico (Ψ_s) es negativo y expresa el efecto de los solutos en la disolución celular*

El **potencial osmótico** está determinado por la concentración de sustancias osmóticamente activas en la vacuola y es idéntico a la presión osmótica del jugo vacuolar (ecuación 2-14). En una célula vegetal, Ψ_s siempre posee valores negativos, que varían con el volumen celular, siendo más próximo a cero en células totalmente hidratadas que en las deshidratadas. La dependencia de Ψ_s del volumen celular es, aproximadamente, lineal (Fig. 2-3).

Las membranas celulares no son nunca verdaderamente semipermeables sino, más bien, **diferencialmente permeables** (véase Capítulo 7). La extensión en la cual las moléculas de soluto se pueden difundir a su través se expresa multiplicando Ψ por el término σ, denominado **coeficiente de reflexión**, que adquiere valores entre 0 y 1; para una membrana verdaderamente semipermeable, $\sigma = 1$. Para una membrana que es igualmente permeable al agua y a los solutos (o si no se encuentra presente ninguna membrana), $\sigma = 0$. Entonces, la ecuación anterior se hace: $\Psi = \Psi_p + \sigma\Psi_s$.

3.3.2. *El potencial de presión (Ψ_p) es positivo y representa la presión ejercida por el protoplasto contra la pared celular*

Cuando el agua entra en la célula, aumenta el volumen vacuolar y se ejerce una presión, denominada **presión de turgencia**, sobre las paredes celulares. Al mismo tiempo, se desarrolla en dirección opuesta una presión igual a la presión de turgencia, es decir, desde las paredes al interior celular. Esta última presión, denominada presión de pared, actúa como una presión hidrostática, aumenta el estado energético del agua en la célula y representa el **potencial de presión celular** (Ψ_p). Naturalmente, Ψ_p adquiere valores positivos siempre que la vacuola ejerza una presión sobre las paredes circundantes. A medida que se pierde el agua de la célula, la vacuola se contrae progresivamente, con una caída concomitante en la turgencia celular y Ψ_p (Fig. 2-3). Ψ_p se hace cero en una etapa denominada **plasmólisis incipiente**, en la cual la vacuola cesa de presionar sobre las paredes (Fig. 2-3). Ocasionalmente, se ha informado de la existencia de valores negativos de Ψ_p, como un efecto ventosa sobre el interior de las paredes como consecuencia de la contracción vacuolar.

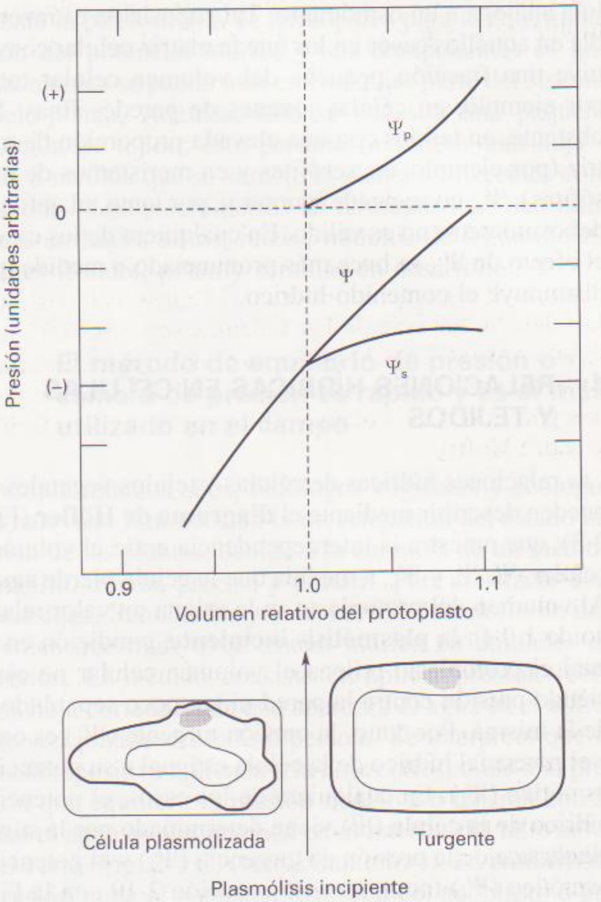


Figura 2-3. Diagrama de Höfler. Muestra las interrelaciones entre potencial de presión (Ψ_p), potencial de solutos (Ψ_s) y potencial hídrico (Ψ) a medida que se modifica el volumen del protoplasto. Se supone que la célula está sumergida en agua pura. Al volumen celular en el estado de plasmólisis incipiente se le asigna un volumen relativo de 1.0. En plasmólisis incipiente el potencial de presión es cero. Un 10% de aumento en el volumen celular originará una célula totalmente turgente con un cambio pequeño en el potencial osmótico (Ψ_s), pero con un gran aumento en el potencial de presión (Ψ_p). A plena turgencia, el potencial osmótico es contrarrestado por el potencial de presión, y el potencial hídrico de la célula (suma algebraica de Ψ_s y Ψ_p) es cero (adaptado de Hopkins, 1995).

3.3.3. *El potencial mátrico (Ψ_m) es negativo y expresa el efecto de los microcapilares y las superficies de paredes y componentes celulares en la retención del agua*

Surge como consecuencia de fuerzas que retienen moléculas de agua por capilaridad, adsorción e hidratación, principalmente, en la pared celular y el citoplasma (matriz). En el primer caso, las microfibrillas de celulosa entrelazadas crean numerosos microcapilares en los que el agua es retenida, fundamentalmente, por tensión superficial. En el citoplasma, el agua es adsorbida en varias macromoléculas y coloides. Ψ_m se estimó anteriormente como despreciable cuando se consideró la célula análoga a un osmómetro. Tal suposición es razonable en aquellos casos en los que la matriz celular constituye una fracción pequeña del volumen celular total, por ejemplo, en células jóvenes de paredes finas. No obstante, en tejidos con una elevada proporción de matriz (por ejemplo, en xerófitas y en meristemos de mesófitas), Ψ_m no se puede ignorar y, por tanto, el enfoque del osmómetro no es válido. En cualquiera de los casos, el efecto de Ψ_m se hace más pronunciado a medida que disminuye el contenido hídrico.

4. RELACIONES HÍDRICAS EN CÉLULAS Y TEJIDOS

Las relaciones hídricas de células y tejidos vegetales se pueden describir mediante el **diagrama de Höfler** (Fig. 2-3), que muestra la interdependencia entre el volumen celular, Ψ, Ψ_s y Ψ_p, a medida que la célula pierde agua. Al volumen del protoplasto se le asigna un valor relativo de 1.0 en la **plasmólisis incipiente**, condición en la cual el protoplasto rellena el volumen celular no ejerciendo presión contra la pared ni tampoco separándose de la misma. Por tanto, la presión turgente (Ψ_p) es cero y el potencial hídrico de la célula es igual a su potencial osmótico (Ψ_s). En cualquiera de los casos, el potencial hídrico de la célula (Ψ) viene determinado por la suma algebraica de la presión de turgencia (Ψ_p) y el potencial osmótico (Ψ_s) (compárese la ecuación 2-19 con la Fig. 2-3).

Los fenómenos de plasmólisis y de marchitez son aparentemente lo mismo, pero hay algunas diferencias importantes. La **plasmólisis** se puede estudiar en el laboratorio simplemente sometiendo los tejidos a soluciones hiperosmóticas y observando al microscopio cambios en el volumen del protoplasto. A medida que progresa la plasmólisis, el volumen del protoplasto disminuye, los plasmodesmos se rompen y el protoplasto se separa de la pared celular. El espacio existente entre la superficie externa del protoplasto (membrana plasmática) y la pared celular se llena con la solución externa, que fácilmente penetra la pared celular. Por esta razón, normalmente, la plasmólisis no origina sobre el protoplasto una presión negativa (o tensión) elevada. La plasmólisis constituye, esencialmente, un fenómeno de laboratorio y, con la posible excepción de condiciones extremas de déficit hídrico o de salinidad, rara vez, se presenta en la naturaleza.

Por otra parte, la **marchitez** es la respuesta típica a la deshidratación en el aire en condiciones naturales. Debido a su extrema tensión superficial, el agua de los pequeños poros de la pared celular ofrece resistencia a la entrada del aire y el protoplasto mantiene el contacto con la pared. Ello tiende a originar elevadas presiones negativas a nivel de la pared. El potencial hídrico de las células marchitas se hace aún más negativo, ya que representa la suma del potencial osmótico y del potencial de presión (ambos negativos).

Un factor importante que determina la forma de las curvas en la Figura 2-3 es la elasticidad de las paredes celulares. Si la pared celular es muy rígida, para una determinada pérdida de agua, el potencial hídrico y sus componentes cambian rápidamente. La rigidez de la pared se describe mediante el **módulo de elasticidad promedio de la célula** (ε) que se puede definir como:

$$\varepsilon = \Delta P/(\Delta V/V) \qquad [2\text{-}20]$$

Según la ecuación [2-20], un valor alto de ε quiere decir que ha de aplicarse una presión elevada para producir un determinado incremento en el volumen celular. Dicho de otra manera, cuanto mayor sea el valor de ε, tanto más resistente a la deformación será la pared celular.

Hay que destacar que este módulo de elasticidad es diferente del módulo de elasticidad del material de la pared celular en sí mismo y que, además, depende en parte de la estructura del tejido y de la naturaleza de las interacciones entre las células. Normalmente, los valores de ε para las células vegetales se encuentran entre 1 y 50 MPa; valores mayores indican células relativamente inelásticas o tejidos con células pequeñas.

Representado la ecuación [2-20] como:

$$\varepsilon\,(\Delta V/V) = \Delta P \qquad [2\text{-}21]$$

y suponiendo un valor nominal de $\varepsilon = 10$ MPa, una modificación en el volumen de un 1 % ($\Delta V/V = 0.01$) originará un cambio de presión de turgencia (ΔP) de 0.1 MPa. Para una célula típica con una presión de turgencia de 0.3 a 0.5 MPa, esto origina un aumento de un 20 a un 30 % en el potencial de presión. Al mismo tiempo, el potencial osmótico, que es proporcional al volumen, sólo cambiaría un 1 % (véase Fig. 2-3). Por tanto, las alteraciones de potencial de presión constituyen el principal determinante del potencial hídrico a medida que cambia el contenido en agua de las células.

La tasa de aumento de volumen celular también depende de las propiedades reológicas de la pared (relacionadas con su bioquímica) (véase Capítulo 1).

$$(1/V)\,(dV/dt) = \varnothing\,(P - Y) \qquad [2\text{-}22]$$

en donde Y es la presión umbral (Pa), o turgencia que ha de superarse antes de que se presente ninguna extensión, y $\varnothing$ es la **extensibilidad** ($s^{-1}Pa^{-1}$), que describe la tasa con la cual las células experimentan expansión irreversible, siempre que se exceda Ψ. La extensibilidad contrasta con la elasticidad (ε), que se refiere a cambios reversibles en las dimensiones celulares.

Una consecuencia de la existencia de un módulo de elasticidad elevado es que las plantas, a diferencia de los animales, no necesitan **osmorregular** para mantener la integridad estructural de sus células. Para impedir la absorción continuada de agua y el posible riesgo de lisis de la membrana celular, las células animales han de gastar continuamente energía metabólica para excluir solutos y mantener un potencial osmótico apropiado. En las células vegetales, dicha función es desempeñada por la pared celular (véase Capítulo 1). La **presión de turgencia** que se desarrolla por una pared celular fuerte y relativamente inelástica es normalmente suficiente para mantener un potencial hídrico apropiado e impedir un exceso de absorción de agua. No obstante, y ello es interesante, parece que muchas células vegetales mantienen el nivel determinado de presión que es inferior al máximo posible. Esto sugiere que las células han de poseer sensores a la presión que ayuden a regular el contenido de solutos y, por tanto, a mantener la turgencia en los límites apropiados.

El diagrama de Höfler es apropiado para células aisladas. Sin embargo, en cualquier tejido las células difieren en tamaño, elasticidad de pared y contenido en solutos. Además, existe un componente de presión provocado por las células circundantes. Por tanto, las propiedades de un tejido, aunque se puedan representar mediante este tipo de diagrama, pueden ser muy distintas de las correspondientes a sus células componentes.

5. MEDIDA DEL POTENCIAL HÍDRICO Y SUS COMPONENTES

Los tres instrumentos más importantes que se utilizan para la medida del potencial hídrico y sus componentes son el psicrómetro de termopares, la cámara de presión y la sonda de presión.

5.1. El método psicrométrico determina la presión de vapor relativa del aire en equilibrio con la del tejido

El **psicrómetro de termopares** se basa en el principio de que la presión de vapor relativa (e/e_o) de una solución, o muestra de material vegetal, se halla relacionada con su potencial hídrico (Ψ), según la ecuación 2-9.

La muestra de material vegetal se coloca en una cámara herméticamente cerrada; al cabo de un tiempo de equilibrio generará una presión de vapor relativa, o humedad relativa en la cámara, equivalente al potencial hídrico del tejido (Fig. 2-4 A).

Las medidas de Ψ_s y Ψ_P se pueden efectuar con los psicrómetros de termopares, eliminando uno de los componentes de la ecuación $\Psi = \Psi_s + \Psi_P$ y midiendo el otro. Corrientemente, se congela y descongela el tejido, rompiendo así las membranas. La rotura impide que se genere turgencia y, si bien la liberación de solución celular inunda la pared, los efectos mátricos son pequeños y, frecuentemente, se pueden ignorar. En este caso, $\Psi = \Psi_s$. El Ψ_P se calcula a partir de la diferencia entre el Ψ del tejido vivo y el Ψ del tejido congelado/descongelado.

Una de las razones de que se haya utilizado profusamente la psicrometría de termopares para la determinación del potencial hídrico y sus componentes es que esta técnica se puede usar en cualquier parte del sistema suelo-planta. Además, sólo se necesita una pequeña porción de tejido; esto permite muestrear una hoja o raíz a medida que se somete la planta a diferentes condiciones. Los psicrómetros de termopares se han utilizado en hojas, tallos, raíces, nódulos de leguminosas, partes florales, polen y semillas en desarrollo.

5.2. El método de equilibrio de presión o cámara de presión es rápido y es el más utilizado en el campo

Durante muchos años, fisiólogos vegetales y ecólogos se han visto limitados en la investigación del estado hídrico de las plantas, debido a la carencia de un método sencillo, rápido, preciso y portátil. Para satisfacer esta necesidad, Scholander y cols. (1965) desarrollaron una técnica que mide el potencial hídrico en unidades de presión. El método consiste en aplicar presión sobre una hoja cortada hasta que aparezca el agua en el extremo seccionado del tallo o peciolo. Se interpreta que la presión positiva aplicada a la hoja corresponde a la presión que equilibra la presión negativa o tensión con la cual el agua estaba retenida en el interior del tallo antes del corte (Fig. 2-4 C) (véase Capítulo 4). La **cámara de presión** mide el potencial matricial del apoplasto o pared celular. El potencial matricial del apoplasto (τ) es similar al potencial hídrico (Ψ) del simplasto adyacente, siempre que la resistencia al flujo entre el simplasto y apoplasto no sea grande y que la presión osmótica (π) del agua apoplástica sea próxima a cero, es decir:

$$\Psi = P_c - \pi = \tau - \pi \qquad [2\text{-}23]$$

siendo P_c, la presión aplicada en la cámara de presión. En la práctica, la presión osmótica del agua apoplástica es, ordinariamente, menor de 0.05 MPa, de tal manera que:

$$\Psi \cong \tau \cong P_c \qquad [2\text{-}24]$$

Se ha demostrado que, cuando las células en el tejido alcanzan una presión de turgencia de cero, P_c se relaciona con el agua celular de la siguiente manera:

$$1/P_c = 1/\pi = (V_s - V)/RTN \qquad [2\text{-}25]$$

siendo V_s, el volumen hídrico simplástico en la hoja turgente; V, el volumen de agua perdida en la hoja; R, la constante universal de los gases; T, la temperatura en °K y N, el número de moles de soluto en el simplasto. Se supone que las células actúan como osmómetros perfectos, y que el agua en el apoplasto no cambia durante la desecación de la hoja.

Una ventaja de la técnica de la cámara de presión es

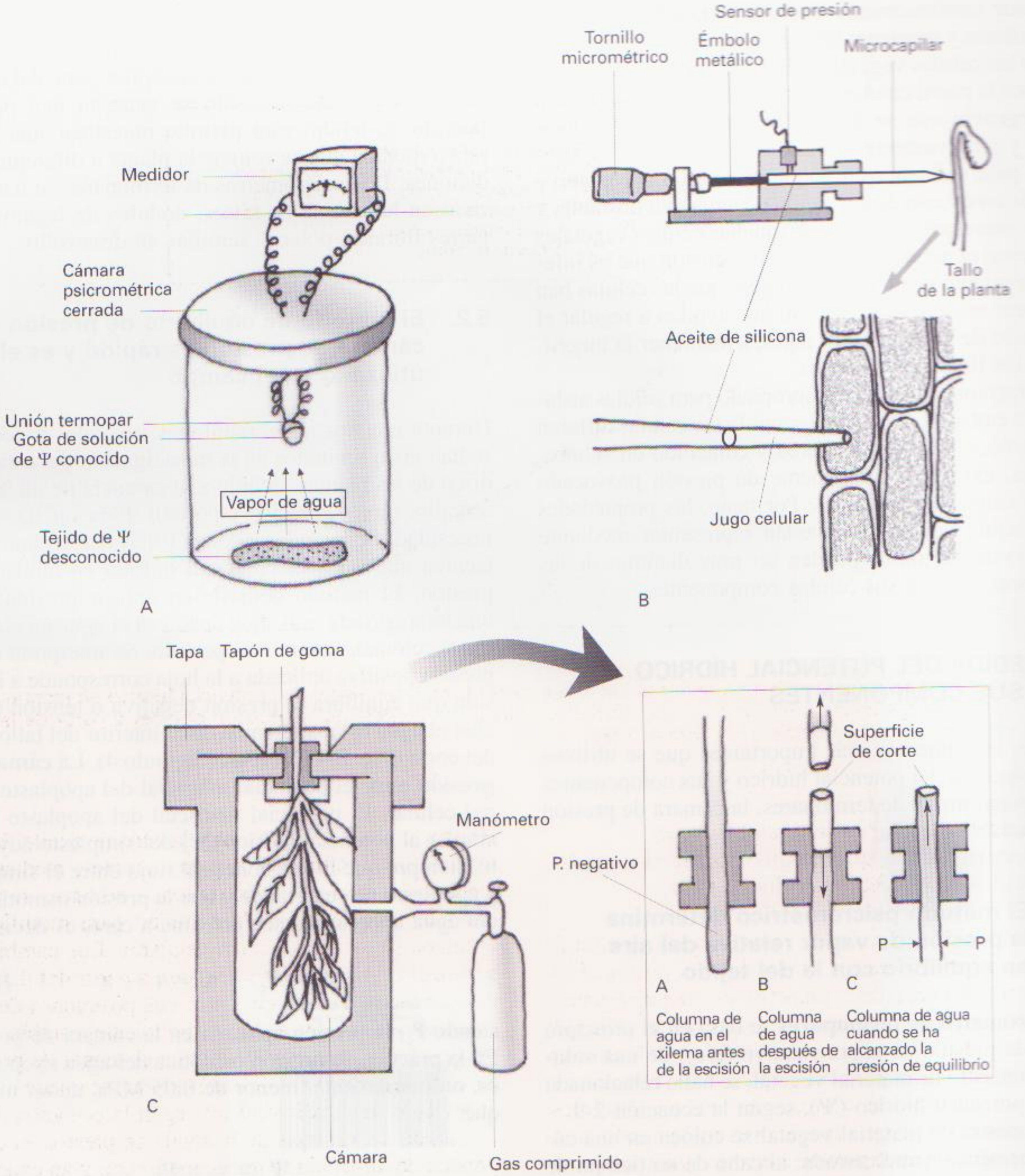

Medidor
Cámara psicrométrica cerrada
Unión termopar
Gota de solución de Ψ conocido
Vapor de agua
Tejido de Ψ desconocido
A
Sensor de presión
Tornillo micrométrico
Émbolo metálico
Microcapilar
Tallo de la planta
Aceite de silicona
Jugo celular
B
Tapa
Tapón de goma
Manómetro
C
Cámara
Gas comprimido
Superficie de corte
P. negativo
P
P
A
B
C
Columna de agua en el xilema antes de la escisión
Columna de agua después de la escisión
Columna de agua cuando se ha alcanzado la presión de equilibrio

Figura 2-4. Diferentes métodos para la medida del potencial hídrico de la planta. A) Psicrometría. B) Sonda de presión. C) Cámara de presión (según Taiz y Zeiger, 1991). (Adaptado de Azcón-Bieto y Talón, 1993.)

que no sólo mide rápidamente el potencial hídrico, sino que también se puede utilizar para medir la relación presión-volumen del tejido vegetal. Se ha demostrado que si se aplica presión adicional a una hoja o rama por encima de la presión de equilibrio inicial, se obtiene líquido xilemático que se puede recoger para determinar su volumen. Haciendo esto de una manera progresiva, se puede establecer una **curva presión-volumen** (Fig. 2-5). Una vez que la presión de turgencia alcanza valor cero, la representación de 1/P en función de V se hace lineal, como se indica en la ecuación anterior. Estas curvas posibilitan la determinación de un amplio espectro de parámetros hídricos en los tejidos tales como potenciales osmóticos, ajuste osmótico y propiedades elásticas.

Con algo de práctica, la cámara de presión puede constituir uno de los instrumentos disponibles más apropiados para la investigación en relaciones hídricas.

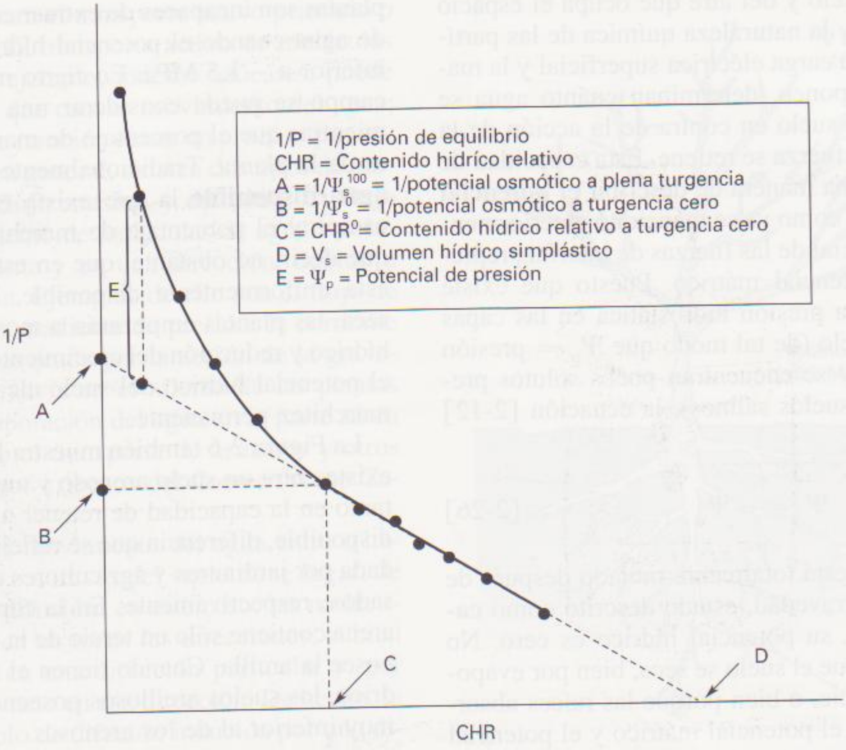


Figura 2-5. Curva de presión-volumen utilizada para determinar los componentes del potencial hídrico en plantas. El recuadro representa los tipos de información de relaciones hídricas en tejidos que se pueden obtener a partir de la curva presión-volumen (adaptado de Nilsen y Orcutt, 1996).

5.3. La sonda de presión es el único instrumento que puede medir el estado hídrico de células individuales

Los métodos convencionales, tales como la cámara de presión y los psicrómetros, determinan el potencial hídrico promedio del tejido completo, independientemente de que existan diferentes tipos de células. Además, dichos métodos requieren equilibrio del flujo hídrico en el interior del tejido y suponen que las membranas celulares son idealmente semipermeables a los solutos. En muchos casos, estas suposiciones no han sido comprobadas, y esto puede provocar errores, tanto en la medida como en la interpretación de los resultados. Además, la cámara de presión y los métodos psicrométricos no son adecuados para medir la cinética del movimiento del agua ni para evaluar las cantidades de agua transportadas en las diferentes vías de un tejido complejo.

En contraste con estos métodos, la técnica de la **sonda de presión** permite determinar los parámetros de relaciones hídricas a nivel celular. La sonda de presión (Fig. 2-4 B) consta de un microcapilar (diámetro de la punta: 2 a 7 μm) relleno con aceite de silicona y conectado a una cámara de presión pequeña que contiene un sensor de presión.

Cuando el extremo del microcapilar se introduce en la célula, la turgencia celular (Ψ_p) hace retroceder el aceite en el capilar, formando un menisco a nivel de la interfaz entre el jugo celular y la capa de aceite. El menisco se puede situar en un punto concreto mediante un mecanismo manual o electrónico, y entonces se puede eliminar una determinada cantidad para modificar el volumen (V) y la turgencia celulares. Los cambios de volumen celular (ΔV) se obtienen a partir del diámetro del capilar y la distancia entre dos posiciones del menisco, mientras que el correspondiente cambio en la presión (ΔP) se registra mediante el sensor de presión. Cuando se conoce el volumen celular, se puede evaluar el **módulo de elasticidad** (ε) según la ecuación 2-20.

Una de las ventajas de la sonda de presión es que la presión de turgencia se puede medir con gran exactitud. Asimismo, la sonda de presión se puede utilizar para determinar el potencial hídrico de células individuales a partir de medidas directas de la presión de turgencia celular y del potencial osmótico del jugo extraído.

6. MOVIMIENTO DEL AGUA

6.1. El movimiento del agua en el suelo depende fundamentalmente de su potencial mátrico

El suelo es un sistema complejo que consta no sólo de proporciones variables de partículas de roca y materia orgánica que forman la matriz sólida, sino también de la disolución del suelo y del aire que ocupa el espacio poroso. El tamaño y la naturaleza química de las partículas, en especial su carga eléctrica superficial y la manera en que se disponen, determinan cuánto agua se puede retener en el suelo en contra de la acción de la gravedad y con qué fuerza se retiene. Esta capacidad de retener el agua es una manera de describir el **potencial hídrico del suelo** y, como ya se mencionó anteriormente, depende en especial de las fuerzas de interfaz, representadas por el potencial mátrico. Puesto que existe poca variación en la presión hidrostática en las capas superficiales del suelo (de tal modo que Ψ_p = presión atmosférica = 0), y se encuentran pocos solutos presentes (excepto en suelos salinos), la ecuación [2-12] se simplifica a:

$$\Psi = -\Psi_m \qquad [2\text{-}26]$$

Cuando un suelo está totalmente mojado después de haber drenado por gravedad, estado descrito como **capacidad de campo**, su potencial hídrico es cero. No obstante, a medida que el suelo se seca, bien por evaporación en su superficie, o bien porque las raíces absorben agua, desciende el potencial mátrico y el potencial hídrico se hace más negativo. Esto se ilustra en la Figura 2-6 donde se representa la relación entre el Ψ del suelo y el contenido hídrico. Se denomina **porcentaje de marchitez permanente** el contenido hídrico del suelo con el cual las plantas se marchitan. No obstante, con independencia del tipo de suelo, el potencial hídrico en el porcentaje de marchitez permanente es relativamente uniforme, aproximadamente −1.5 MPa. Aunque existen algunas excepciones, la mayoría de las plantas son incapaces de extraer cantidades importantes de agua cuando el potencial hídrico del suelo se hace inferior a −1.5 MPa. En cierto modo, la capacidad de campo se puede considerar una propiedad del suelo, mientras que el porcentaje de marchitez permanente lo es de la planta. Tradicionalmente se ha definido como **agua disponible** la que exista entre la capacidad de campo y el porcentaje de marchitez permanente. Hay que decir, no obstante, que en este margen el agua no está uniformemente disponible. En un suelo que se seca, las plantas empezarán a mostrar signos de déficit hídrico y reducción del crecimiento mucho antes de que el potencial hídrico del suelo alcance el porcentaje de marchitez permanente.

La Figura 2-6 también muestra la gran diferencia que existe entre un suelo arenoso y un suelo rico en arcilla, tanto en la capacidad de retener agua como en el agua disponible, diferencia que se refleja en la denominación dada por jardineros y agricultores como «ligero» y «pesado», respectivamente. En la capacidad de campo, la arena contiene sólo un tercio de la cantidad de agua que posee la arcilla. Cuando tienen el mismo contenido hídrico, los suelos arcillosos poseen un potencial hídrico muy inferior al de los arenosos.

6.2. El movimiento del agua en la planta está regido por gradientes de potencial hídrico

Un aspecto general sobre el movimiento del agua en plantas es que es un proceso totalmente «pasivo». No existen bombas equivalentes a un corazón animal ni

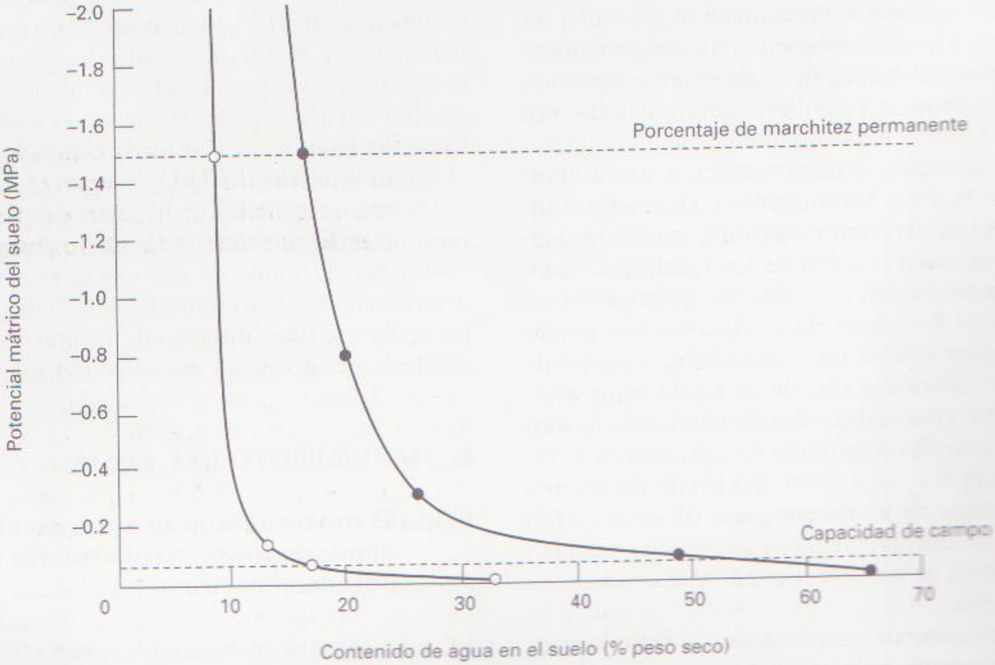


Figura 2-6. Potenciales mátricos de un suelo arenoso (o) y otro arcilloso (•) en función del contenido hídrico del suelo.

tampoco moléculas para el transporte activo primario o secundario del agua. El transporte activo de moléculas de soluto como, por ejemplo, iones o azúcares, puede originar condiciones que causan movimiento del agua; pero esto se considera también como un proceso pasivo. Podemos decir que, en general, existen dos tipos de movimiento del agua: **flujo masivo** y **difusión**. El **flujo masivo** es el movimiento de moléculas de agua y solutos de manera conjunta y en una dirección, debido a diferencias de presión. Ejemplos de ello son el flujo de agua en tuberías bajo gradiente de presión, la corriente de agua en un río provocada por la acción de la gravedad, la subida de la savia en el xilema de las plantas provocada por la evaporación del agua en la parte aérea (véase Capítulo 4), o el transporte de azúcares y otros asimilados en los tubos cribosos del floema (véase Capítulo 5).

Por el contrario, el movimiento del agua entre o hacia las células vivas, o a través del suelo tiene lugar, de ordinario, mediante **difusión**; en este caso, las moléculas de agua se mueven en todas las direcciones, si bien la mayoría de ellas en una dirección particular y, por tanto, existe un flujo neto en esa dirección. De hecho, la **ósmosis** es un ejemplo de difusión inducida por una diferencia de potencial hídrico entre los dos lados de una membrana provocada, normalmente, por diferencias en la concentración de solutos. La velocidad del movimiento de las moléculas de agua en estado líquido mediante difusión es la adecuada para realizar el transporte en las cortas distancias (micras) que existen a nivel celular.

En el transporte a larga distancia hay que resaltar la mayor importancia del flujo masivo comparado con el movimiento difusivo. Así, por ejemplo, se ha estimado que pequeñas moléculas de solutos en disoluciones acuosas requerirían unos ocho años para difundirse en una distancia de 1 m. Sin embargo, los solutos y el agua transportada con ellos se pueden mover mediante flujo masivo en el xilema a razón de muchos metros por hora.

Una de las razones que ha conducido a una aceptación generalizada de la determinación del potencial hídrico ha sido el hecho de que el movimiento del agua en la planta se presenta a lo largo de gradientes de disminución de energía libre, expresado de ordinario como diferencias de Ψ. El agua se mueve desde zonas de mayor a otras de menor potencial hídrico. En el interior de la planta, Ψ es más elevado en las raíces, disminuyendo progresivamente en el tallo, observándose los valores más bajos en las hojas (Fig. 2-7).

Por tanto, si se mide el Ψ en dos puntos de un sistema (por ejemplo, entre suelo y planta, o entre raíces y hojas), la dirección del flujo y del gradiente que determina los flujos se puede inferir fácilmente.

Además del movimiento del agua entre la planta y su ambiente, la difusión a lo largo de un gradiente de potencial hídrico puede explicar también el movimiento del agua entre las células (Fig. 2-8). Células individuales en un tejido pueden experimentar diferentes valores de Ψ_s y Ψ_p dependiendo de las circunstancias específicas de cada célula. No obstante, el agua fluirá a través de la serie de células en tanto en cuanto se mantenga un gradiente continuo de potencial hídrico.

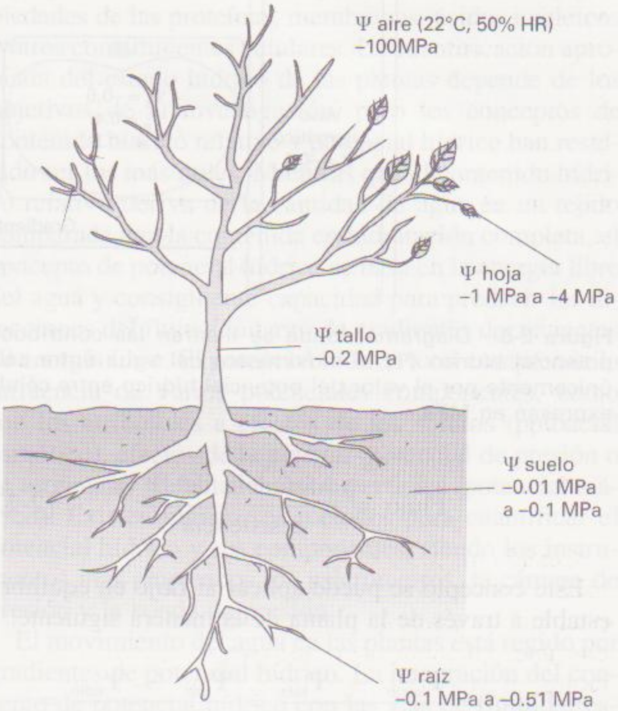


Figura 2-7. Potencial hídrico en el sistema suelo-planta-atmósfera. El valor más negativo de Ψ se encuentra en la atmósfera. En la planta existe un gradiente, siendo el potencial más negativo en las hojas y menos negativo en las raíces, donde Ψ se aproxima al del suelo.

6.3. El concepto del continuo suelo-planta-atmósfera (SPAC) proporciona un modelo útil y unificado del flujo del agua desde el suelo a la atmósfera

Una contribución importante al estudio de las relaciones hídricas en las plantas es el tratamiento del movimiento del agua desde el suelo hacia las raíces, a través de la planta y hacia el aire, como una serie de procesos estrechamente interrelacionados. Este concepto, conocido como el continuo suelo-planta-atmósfera o SPAC (**Soil-Plant-Atmosphere Continuum**), permite considerar todos los aspectos de las relaciones hídricas al estudiar el **balance hídrico de las plantas** (véase Capítulo 4). El movimiento del agua en el sistema SPAC se considera similar al flujo de electricidad en un sistema conductor y, por tanto, se puede describir como un análogo a la ley de Ohm, es decir,

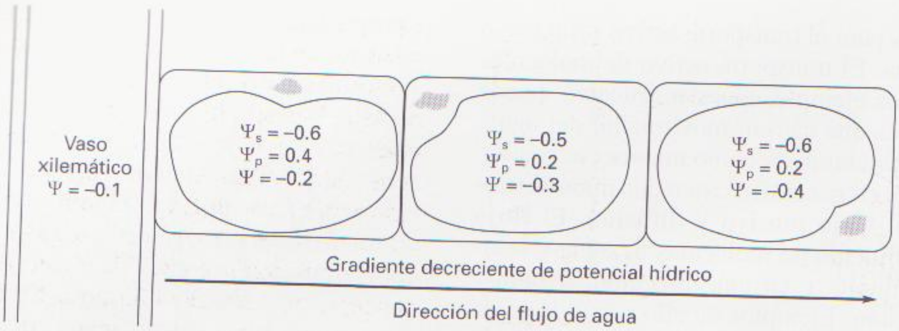


Figura 2-8. Diagrama donde se ilustran las contribuciones del potencial osmótico (Ψ_s), potencial de presión (Ψ_p) y potencial hídrico (Ψ) al movimiento del agua entre células. La dirección del movimiento del agua viene determinada únicamente por el valor del potencial hídrico entre células adyacentes (adaptado de Hopkins, 1995). Los valores de Ψ se expresan en MPa.

$$\text{Flujo} = \frac{\text{diferencia de } \Psi}{\text{resistencia}} \qquad [2\text{-}27]$$

Este concepto se puede aplicar al flujo en equilibrio estable a través de la planta de la manera siguiente:

$$\text{Flujo} = \frac{\Psi_{\text{suelo}} - \Psi_{\text{raíz}}}{r_1} = \frac{\Psi_{\text{raíz}} - \Psi_{\text{tallo}}}{r_2} = $$
$$= \frac{\Psi_{\text{tallo}} - \Psi_{\text{hoja}}}{r_3} = \frac{C_{\text{hoja}} - C_{\text{aire}}}{r_{\text{hoja}} + r_{\text{aire}}} \qquad [2\text{-}28]$$

donde r_1, r_2 y r_3 constituyen las resistencias en las partes respectivas de la vía y C corresponde a la concentración de vapor de agua.

El concepto del continuo proporciona una teoría útil y unificadora en la cual el movimiento del agua a través de suelo, raíces, tallos y hojas, así como su evaporación hacia el aire, se pueden estudiar en términos de las fuerzas motrices y las resistencias que actúan en cada segmento. El concepto también es útil para analizar la manera en que diversos factores del ambiente afectan al movimiento del agua. Así, por ejemplo, la **sequía en el suelo** provoca tanto un aumento en la resistencia al flujo de agua hacia las raíces como una disminución del potencial hídrico (véase Capítulo 4); una aireación deficiente y una disminución de la temperatura del suelo aumentan la resistencia al flujo de agua en las raíces, y un aumento en la temperatura de la hoja y del aire incrementa la transpiración al aumentar el gradiente de concentración de vapor de agua o fuerza motriz desde la hoja al aire (véanse Cuadro 2-1 y Capítulo 3). Asimismo, el cierre de los estomas aumenta la resistencia a la difusión del vapor de agua fuera de las hojas.

El concepto del continuo también facilita el desarrollo de modelos del movimiento del agua, tal como el ejemplo que se muestra en la Figura 2-9. Los modelos pueden referirse tanto a estomas individuales como a comunidades de árboles. Los investigadores en modelos esperan que, en el futuro, se podrá predecir el comportamiento de la planta para un amplio espectro de condiciones ambientales.

No obstante, es importante resaltar que esta discusión elemental sobre el concepto del **continuo suelo-planta-atmósfera** constituye, por una serie de razones, una simplificación excesiva. En primer lugar, supone la existencia en la planta de condiciones de equilibrio estable, lo cual rara vez se da. Incluso, en una misma

Cuadro 2-1. Efecto del aumento de temperatura en la concentración de vapor de agua en las hojas y gradiente de concentración de vapor desde la hoja al aire para una supuesta humedad relativa constante del 60 %[a]

Parámetro	Temperatura (°C)		
	10	20	30
Concentración de vapor de agua en el tejido ($g \cdot cm^{-3}$)	9.41	17.31	30.40
Concentración de vapor de agua en el aire al 60 % de humedad relativa ($g \cdot cm^{-3}$)	5.65	10.39	18.24
Gradiente de concentración de vapor de agua ($g \cdot cm^{-3}$)	3.76	6.92	12.16

[a] Se supone que la concentración de vapor de agua del tejido foliar corresponde a la concentración de vapor de agua a saturación, puesto que la disminución provocada por los solutos celulares es sólo, aproximadamente, del 3 %.

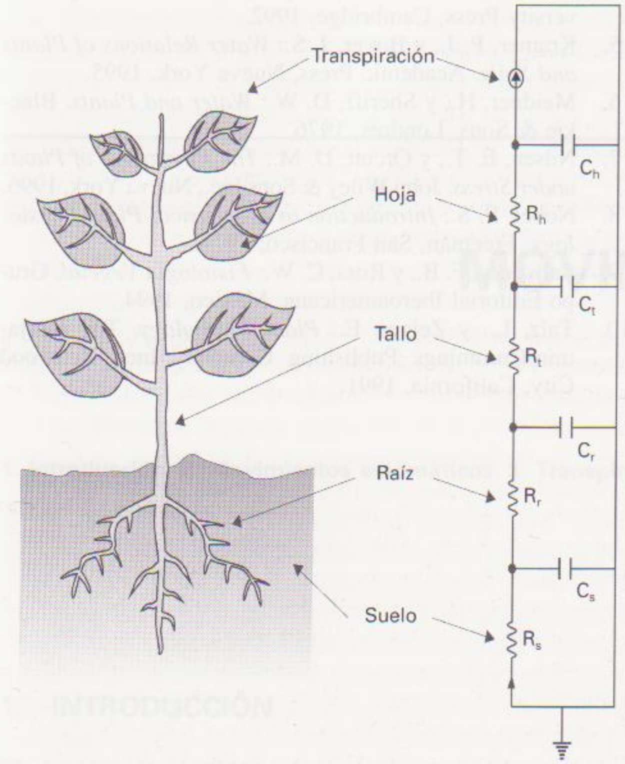


Figura 2-9. Vía del flujo de agua en el continuo suelo-planta-atmósfera (SPAC) que se describe utilizando una analogía con un circuito eléctrico. R se refiere a resistencia y C, a capacitancia (adaptado de Jones, 1992).

planta, especialmente cuando se trata de árboles, el flujo puede variar entre los diferentes segmentos del continuo, ya que las distintas zonas del dosel están sometidas a diferente régimen de radiación y demanda evaporativa. Por otra parte, el movimiento del agua en la fase líquida es proporcional a la diferencia de potencial hídrico, mientras que el movimiento en la fase de vapor es proporcional al gradiente de concentración de vapor de agua. Por último, en el caso de especies leñosas, el tronco también sirve como un complejo reservorio de agua que es vaciado y rellenado tanto a lo largo del día como en las diferentes estaciones del año. En este caso, dicho almacenamiento de agua se puede incorporar en el análogo eléctrico si se consideran los condensadores como parte del sistema (Fig. 2-9).

Dada la coherencia que el concepto SPAC da a las relaciones hídricas en plantas, lo incorporaremos tanto al estudiar la transpiración o pérdida de agua en las plantas (Capítulo 3) como al considerar la absorción y transporte del agua (Capítulo 4).

RESUMEN

El agua es esencial para la supervivencia, el crecimiento y la actividad metabólica de las plantas. La estructura y propiedades del agua influyen en la estructura y propiedades de las proteínas, membranas, ácidos nucleicos y otros constituyentes celulares. La cuantificación apropiada del estado hídrico de las plantas depende de los objetivos de la investigación, pero los conceptos de contenido hídrico relativo y potencial hídrico han resultado ser los más útiles. Mientras que el contenido hídrico relativo deriva de la cantidad de agua en un tejido comparada con la contenida en hidratación completa, el concepto de potencial hídrico se basa en la energía libre del agua y consiguiente capacidad para predecir las direcciones del flujo a lo largo de gradientes decrecientes de energía libre. El potencial hídrico total comprende la influencia de varios potenciales componentes, como son los atribuibles a efectos de los solutos (potencial osmótico), efectos de la presión (potencial de presión o de turgencia) y efectos de las superficies (potencial mátrico). Existen numerosos métodos para cuantificar el potencial hídrico y sus componentes, siendo los instrumentos más empleados los psicrómetros, la cámara de presión y la sonda de presión.

El movimiento del agua en las plantas está regido por gradientes de potencial hídrico. La integración del concepto de potencial hídrico con las vías de flujo correspondientes ha originado el concepto del continuo suelo-planta-atmósfera, que constituye un modelo útil y unificado del flujo de agua desde el suelo hasta la atmósfera.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a Virginia Sobrini Lacruz su valiosa ayuda técnica en la elaboración de los manuscritos correspondientes a los Capítulos 2, 3 y 4.

PROBLEMAS Y CUESTIONES

1. Una célula vegetal de epidermis de cebolla tiene un intercambio neto nulo de agua con una solución de ClNa 0.164 M a 25 °C. Al estudiar la plasmólisis incipiente (50 % de células plasmolizadas), vemos que se presenta en una solución de ClNa 0.307 M, también a 25 °C. Calcule los distintos componentes del potencial hídrico de la célula en el estado inicial y al final de la plasmólisis. Consideramos que el Ψ_m es despreciable y que las membranas no son permeables al ClNa.
2. Se deja que una hoja marchita que tiene un Ψ de -1.5 MPa absorba agua hasta que su Ψ sea de -0.5 MPa y su Ψ_s de -1.4 MPa. ¿Cuál es el módulo de elasticidad, ε, para esa hoja?
3. ¿Cuál es el gradiente de potencial hídrico existente entre una hoja de castaño de indias que tiene un Ψ de -1.0 MPa y la atmósfera que le rodea, si ésta tiene a 25 °C una humedad relativa del 65 %?
4. ¿En qué medida el concepto de potencial hídrico ayuda a los fisiólogos vegetales a explicar los movimientos del agua?

CAPÍTULO 3

MOVIMIENTOS ESTOMÁTICOS Y TRANSPIRACIÓN

Manuel Sánchez-Díaz y Jone Aguirreolea

1. Introducción. 2. Movimientos estomáticos. 3. Transpiración.

1. INTRODUCCIÓN

El proceso dominante en las relaciones hídricas de una planta es la absorción de grandes cantidades de agua a partir del suelo, su transporte a través de la misma y la pérdida eventual de vapor de agua hacia la atmósfera circundante debida a la **transpiración**. La consecuencia de la transpiración es especialmente evidente en los cultivos, donde se pueden requerir varios centenares de litros de agua para producir un kilogramo de materia seca; con frecuencia, una transpiración excesiva origina reducciones importantes en la productividad. De hecho, la dificultad para desarrollarse debido a los déficit hídricos producidos por la transpiración es la causa principal de pérdida económica y fracaso de muchos cultivos en el mundo. Por ello, desde un punto de vista tanto teórico como práctico, la transpiración es, sin duda, un proceso de considerable importancia.

Este capítulo estudia el fenómeno de la transpiración así como los movimientos estomáticos, ya que la pérdida de agua a través de los estomas, o transpiración estomática, es el componente mayoritario de la transpiración.

2. MOVIMIENTOS ESTOMÁTICOS

Las plantas terrestres se enfrentan con demandas opuestas. Por una parte, la atmósfera se encuentra tan alejada de la saturación de agua, que la planta corre peligro de deshidratación, a pesar de que la **cutícula** sirve como barrera efectiva a la pérdida de agua. Por otra parte, una barrera completa bloquearía el intercambio de O_2 y CO_2, que es esencial para la respiración y fotosíntesis.

La solución funcional a este dilema es la **regulación temporal** de las aberturas estomáticas. Por la noche, cuando no hay fotosíntesis y, por tanto, no existe demanda por el CO_2 en el interior de la hoja, las aberturas estomáticas se reducen, impidiéndose la pérdida innecesaria de agua. Por la mañana, cuando el suministro de agua es abundante y la radiación solar favorece la actividad fotosintética, la demanda por el CO_2 en el interior de la hoja es grande, y los poros estomáticos están muy abiertos, disminuyendo la resistencia estomática a la difusión del CO_2. En estas condiciones, la transpiración estomática también tiene un aspecto positivo. En primer lugar, origina la corriente transpiratoria que transporta rápidamente los nutrientes minerales desde las raíces a las partes aéreas en crecimiento y, en segundo lugar, enfría las hojas cuando el tiempo es caluroso, o la luz, potente. Por tanto, cuando el agua es abundante, los estomas pueden desempeñar un papel importante en la regulación térmica. No obstante, en su conjunto, la transpiración es más un mal necesario que una ventaja, y la necesidad de obtener CO_2 entra en conflicto directamente con la necesidad de conservar el agua. Muchas plantas, especialmente en hábitat secos, mantienen un equilibrio precario entre «inanición» y desecación y, asimismo, el riesgo de embolia en árboles requiere frecuentemente una disminución rápida de la transpiración (véase Capítulo 4). Estas son las razones de por qué la capacidad para abrir y cerrar los poros estomáticos es esencial, y de por qué los estomas se consideran como válvulas gobernadas por turgencia, que regulan el intercambio de gases. Por tanto, los estomas desempeñan un papel vital en el mantenimiento de la homeostasis de la planta, y de ahí la importancia de conocer, tanto la forma en que los poros se abren y se cierran, como los factores que controlan estos procesos.

2.1. Los estomas son poros situados en la superficie foliar que permiten el intercambio de gases y cuyo diámetro varía por cambios en la turgencia de las células oclusivas

Los estomas se encuentran en las partes aéreas de prácticamente toda la flora terrestre, incluyendo esporofitos de musgos, helechos, gimnospermas y angiospermas. Aunque son más frecuentes en las hojas, también se presentan en otros tejidos verdes tales como tallos, frutos y partes de inflorescencias (por ejemplo, aristas de gramíneas y sépalos de angiospermas). Tienden a ser más frecuentes en la superficie inferior de las hojas y, en algunas especies, especialmente de árboles, sólo se presentan en la epidermis inferior. Las hojas con estomas en ambas caras se denominan anfiestomáticas, y las que los tienen restringidos a la epidermis inferior se denominan hipoestomáticas.

El **estoma** consta de un poro rodeado de dos células oclusivas o de guarda (Fig. 3-1) en forma de riñón o, en gramíneas y ciperáceas, en forma de pesas de gimnasia. En muchas especies, los estomas poseen estructuras protectoras especiales, o el poro está parcialmente ocluido por **ceras** que contribuyen a aumentar la resistencia difusiva. Tanto la frecuencia como el tamaño pueden variar en función de la posición foliar y las condiciones de crecimiento e, incluso, dentro de una misma especie puede existir un gran componente genético de variación entre diferentes cultivares o ecotipos.

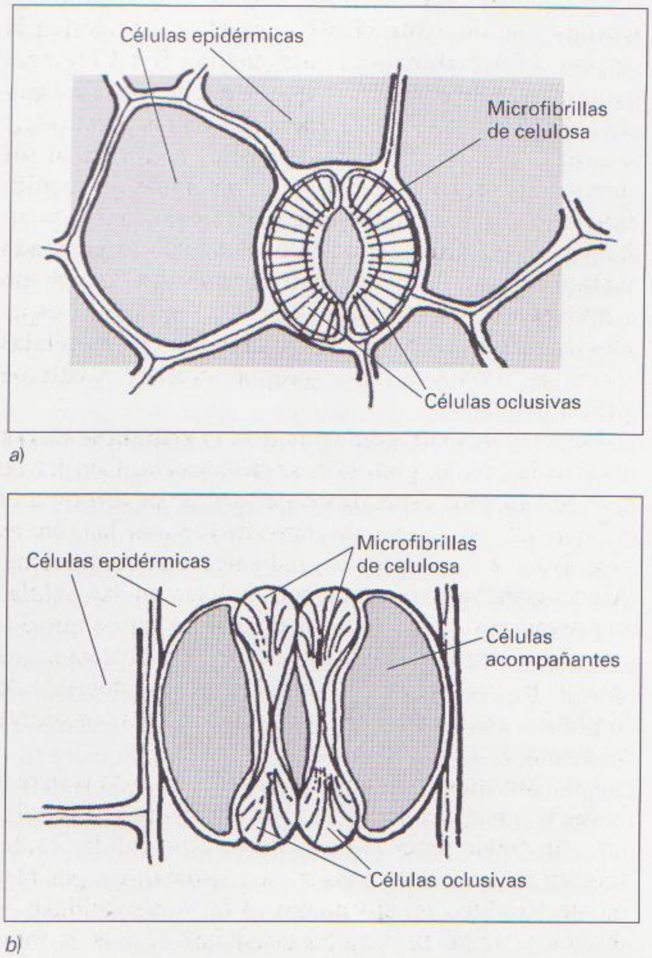


Figura 3-1. Disposición radial de las microfibrillas de celulosa en células oclusivas y epidérmicas de estomas en forma arriñonada (a) y de tipo gramínea (b) (según Meidner y Mansfield, 1968). (Adaptado de Azcón-Bieto y Talón, 1993.)

Los movimientos estomáticos dependen de cambios en la **presión de turgencia**, tanto de las células oclusivas como de las células epidérmicas adyacentes. Estas últimas a veces se modifican para formar células acompañantes diferentes. Al conjunto de células oclusivas y acompañantes se le denomina **aparato estomático**. Los cambios de turgencia pueden resultar bien de una modificación en el potencial hídrico (Ψ) de las células oclusivas (**mecanismo hidropasivo**), o bien de cambios activos en el potencial osmótico (Ψ_s) (**mecanismo hidroactivo**). Ambos mecanismos conllevan movimiento del agua hacia dentro o fuera de las células oclusivas. El diámetro del **poro estomático** depende de la forma de las células oclusivas que, a su vez, es función de las propiedades de las paredes celulares y de su turgencia, en relación con la turgencia de las células circundantes.

Los cambios en el tamaño del poro se presentan como consecuencia de ciertas propiedades peculiares de las células oclusivas:

a) Pueden alterar rápida y reversiblemente su turgencia (es decir, su contenido hídrico) y, a medida que esto sucede, cambia el volumen de la célula.

b) La forma de la célula oclusiva, a turgencia elevada y baja, depende de las propiedades de la pared. Las **microfibrillas de celulosa** se disponen en las paredes de las células oclusivas de forma que la pared interna (próxima al poro) es menos elástica, en sentido longitudinal, que la pared externa. Esto se debe, fundamentalmente, a la orientación de las microfibrillas, pero también a que, con frecuencia, la pared interna se halla engrosada. De esta manera, cuando aumentan la turgencia y el volumen celular, la pared externa se alarga más que la pared interna y las células oclusivas adquieren forma de arco (poros «abiertos»); cuando disminuye la turgencia, las células están más o menos rectas (poros «cerrados») (Fig. 3-1).

c) El arqueado de las células oclusivas se produce porque alcanzan un mayor contenido de solutos y, por tanto, una mayor turgencia que las células epidérmicas circundantes. Los estudios efectuados sobre mecanismos estomáticos han demostrado que, en muchos casos, las células acompañantes poseen una ventaja mecánica sobre las oclusivas, de tal modo, que aumentos iguales de presión en las células oclusivas y acompañantes provocan el **cierre estomático**. Esto implica que el cierre no se puede presentar como una simple respuesta hidráulica a la disminución del estado hídrico de la hoja y que, normalmente, todos los movimientos estomáticos son consecuencia de un proceso activo.

d) Normalmente, las células oclusivas difieren del resto de las células adyacentes en otras características: no están comunicadas con las células adyacentes por medio de plasmodesmos y, por lo general, los cloroplastos son menos frecuentes, más pequeños y de diferente morfología que los de las células del mesófilo. Si se observa al microscopio una tira de epidermis foliar, las células oclusivas suelen ser las únicas células verdes presentes.

No obstante, a pesar de esta presencia generalizada de cloroplastos en las células oclusivas, no se ha confirmado que la reducción fotosintética del carbono participe directamente en el mecanismo de **abertura estomática**. Sin embargo, es bastante probable que la fotofosforilación y la reducción de $NADP^+$ proporcionen energía para la abertura estomática. Algunas orquídeas del género *Paphiopedilum* son peculiares, en el sentido de que sus células oclusivas carecen de clorofila, si bien sus estomas son funcionales. Como se puede observar, las células oclusivas son células epidérmicas muy especializadas y el problema de cómo los estomas cambian de tamaño, se reduce a la cuestión de cómo las células oclusivas cambian de turgencia relativa, siendo todo ello consecuencia de cambios activos en su potencial osmótico.

A medida que el **estoma se abre**, existe un aumento masivo del contenido en solutos de sus células oclusivas (de 1.8 a 7.2 pmol en hojas de *Vicia faba*). La disminución del potencial osmótico conlleva una emigración rápida de iones específicos hacia las células oclusivas, procedentes del tejido y paredes celulares (apoplasto) circundantes. Sin excepción, el catión dominante es el K^+, aunque en halófitas, también pueden participar iones Na^+.

El fenómeno clave que conduce a la absorción de K^+ es el bombeo activo de protones hacia fuera de las células oclusivas, mediante una **ATP hidrolasa protónica (H^+-ATPasa)** ligada a membrana. El **gradiente electroquímico** que se desarrolla a través de las membranas (véase Capítulo 7) de las células oclusivas, como consecuencia de la salida de protones, permite la difusión pasiva de iones potasio hacia el interior, a lo largo de un gradiente de carga eléctrica. De esta manera, la absorción de K^+ es un proceso activo secundario, es decir, un proceso pasivo que depende directamente de un proceso activo, y se presenta a través de canales muy selectivos para el K^+ en el plasmalema, que se abren a medida que los potenciales de membrana se hacen más negativos.

Haciendo un análisis más detallado, los protones derivados del agua salen de las células oclusivas, quedando en el interior iones hidroxilo (OH^-), de tal modo que, a medida que disminuye el pH externo, aumentan el pH intracelular y el potencial de membrana (más negativo en el interior de la célula), lo cual conduce a una entrada de K^+ (Fig. 3-2). No obstante, esto no puede continuar mucho tiempo; los iones OH^- no sirven como anión de equilibrio a largo plazo con el catión K^+, ya que el pH intracelular está estrictamente controlado y, por tanto, deben existir otros aniones que lo equilibren. Cuando los estomas se abren, los niveles de Cl^- suben considerablemente, aunque no tanto como los niveles de K^+. La absorción de cloruros por parte de las células oclusivas también tiene lugar a través de cambios específicos, pero no es provocada por un gradiente eléctrico (que favorecería la salida de Cl^-), sino por un gradiente de pH. El mecanismo preciso no se conoce aún, pero en la Figura 3-2 se ilustran dos posibilidades: que el Cl^- se intercambie con el OH^-, o que la entrada esté ligada a la absorción de protones (co-transporte con H^+). No obstante, rara vez es el Cl^- el anión más importante que equilibre el K^+. Normalmente esta función la cumple el anión orgánico malato, que deriva del ácido málico (Fig. 3-2), cuya síntesis se asocia a la abertura estomática de una manera muy peculiar: a medida que aumenta el pH intracelular, se activa la enzima PEP-carboxilasa. Esta enzima fija CO_2 para producir ácido oxalacético, que se puede reducir a ácido málico (de la misma manera que en las plantas C_4) (véase Capítulo 12). El ácido málico se ioniza al pH dominante, proporcionando no sólo aniones que equilibran el K^+, sino también iones hidrógeno para la bomba protónica. Alternativamente, el malato es generado en las células oclusivas a partir de hidratos de carbono almacenados, tales como el almidón, aunque en especies de *Allium* (que carecen de almidón en sus células oclusivas), los iones Cl^- proporcionan el contraión para el K^+.

Según el modelo quimiosmótico, el **estoma se cierra** cuando la bomba protónica se desconecta. Con tal de que sus canales específicos permanezcan abiertos, el K^+ y el Cl^- se mueve pasivamente fuera de las células oclusivas, a lo largo de gradientes electroquímicos. Algo de malato se puede metabolizar en las células oclusivas, pero también se tiene constancia de que durante el cierre hay salida de malato. No obstante, hay que decir, que el cierre estomático no sólo depende de la pérdida pasiva de iones, sino que también constituye un proceso metabólico activo.

Una cuestión importante y muy debatida se refiere a la fuente energética para la abertura estomática, es decir, ¿de dónde procede el ATP que alimenta la bomba protónica?; todo hace pensar que existen dos y, posiblemente, tres fuentes separadas de ATP, que se utilizan en diferente grado, en distintas ocasiones. Una es la fotofosforilación por parte de los cloroplastos, que funciona a intensidades luminosas medias a elevadas (véase Capítulo 10); otra es la fosforilación oxidativa (respiración) (véase Capítulo 14), que puede actuar en oscuri-

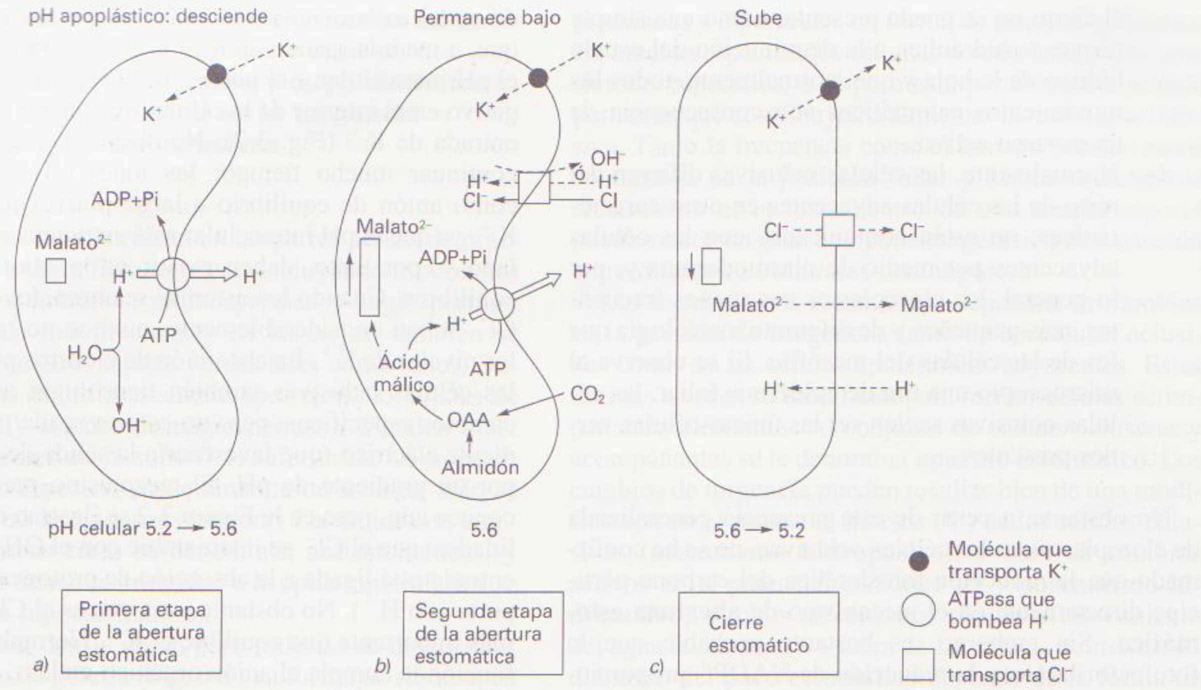

pH apoplástico: desciende
Permanece bajo
Sube
K⁺
K⁺
Malato²⁻
ADP+Pi
H⁺
H⁺
ATP
H₂O
OH⁻
pH celular 5.2 → 5.6
Primera etapa de la abertura estomática
a)
K⁺
K⁺
OH⁻
H⁺
Cl⁻
H⁺
Cl
Malato²⁻
ADP+Pi
H⁺
H⁺
Ácido málico
ATP
OAA
Almidón
CO₂
5.6
Segunda etapa de la abertura estomática
b)
K⁺
K⁺
Cl⁻
Cl⁻
Malato²⁻
Malato²⁻
H⁺
H⁺
5.6 → 5.2
Cierre estomático
c)
Molécula que transporta K⁺
ATPasa que bombea H⁺
Molécula que transporta Cl⁻

Figura 3-2. Movimiento de iones y metabolismo en las células oclusivas durante la abertura y el cierre estomáticos (según Ridge, 1991). (Adaptado de Azcón-Bieto y Talón, 1993.)

dad; y una tercera (cuya existencia es aún incierta) es un fotosistema accionado por la luz azul y muy separado de la fotosíntesis, que podría funcionar a niveles de intensidad luminosa baja, tal como ocurre en la sombra o al amanecer. Existe una fitotoxina, la fusicoccina, que es un terpenoide producido por el hongo *Fusicoccum amygdali,* que activa fuertemente la ATPasa de la membrana en todo tipo de vegetales. Su toxicidad se basa en que al activar constantemente la ATPasa de los estomas, éstos permanecen abiertos y la planta pierde excesiva agua. Se han hecho análisis minuciosos de los costes energéticos para el mantenimiento de las células oclusivas, y para los cambios en la abertura estomática, pero se sabe poco sobre los procesos que relacionan los mecanismos de percepción de estímulos (por ejemplo, el fotosistema de la luz azul) y la provisión de energía para realizar cambios en la turgencia de las células oclusivas.

2.2. El control estomático equilibra dos requisitos contrapuestos: conservación de agua y obtención de CO_2 para la fotosíntesis

Los estomas proporcionan a las plantas un mecanismo fundamental para adaptarse a un ambiente continuamente cambiante (véase Capítulo 13), permitiendo el intercambio físico activo entre las partes aéreas de la planta y la atmósfera. Puesto que el papel más notable de los estomas es la regulación de la pérdida de agua (transpiración) y la absorción de CO_2 (asimilación fotosintética del carbono), el estudio de los factores que controlan la abertura estomática lo vamos a analizar, esencialmente, en relación con el requerimiento de CO_2 y la conservación del agua.

2.2.1. La luz y la concentración intercelular de CO_2 controlan la abertura estomática en relación con la demanda fotosintética de CO_2

Bajas concentraciones de **CO_2 intercelular** (C_i) estimulan la abertura estomática, y viceversa. Los estomas responden al CO_2 tanto con luz como en la oscuridad y, por tanto, la respuesta no puede depender únicamente de la fotosíntesis. Sin embargo, la manera en que el CO_2 provoca los movimientos estomáticos está todavía por resolver. Una hipótesis sugiere que, debido a que el CO_2 es fijado (vía PEP-carboxilasa) en las células oclusivas en forma de ácido málico, el nivel de uno o ambos de los productos de disociación, malato e iones H^+ (es decir, el pH citoplasmático), refleja el nivel de CO_2, e influye en la permeabilidad de las membranas o en el desnivel del gradiente de protones. Otra hipótesis sugiere que, en presencia de luz, el CO_2 afecta al grado de fotofosforilación y al suministro de ATP para el bombeo de protones.

El valor de C_i se mantiene sorprendentemente constante (alrededor de 230 ppm en especies C_3 y 130 ppm en especies C_4) para un amplio espectro de condiciones y tasas fotosintéticas. Esto ocurre así siempre que la conductancia estomática varíe en proporción con la tasa de asimilación, y ha llevado a sugerir que una señal procedente del mesófilo controlaría la abertura estomática. Sin embargo, no existe un mecanismo que explique dicha hipótesis y, además, el descubrimiento de la existencia de heterogeneidad en la conductancia estomática (véase apartado 2.2.3) ha puesto en duda el concepto de la existencia de un valor constante de C_i

La abertura estomática es estimulada por la **luz** de dos formas diferentes. En primer lugar, la radiación fotosintéticamente activa (PAR) inicia la fotosíntesis, disminuyendo el CO_2 intercelular y, por tanto, estimulando la abertura estomática. Este efecto indirecto de la luz se considera importante en las plantas C_4, pero no en las C_3. Estas últimas están muy influidas por el segundo efecto de la luz, que funciona directamente sobre las células oclusivas y es independiente de la concentración de CO_2.

De nuevo, no existe acuerdo sobre la manera en que actúa la luz, pero la hipótesis más sencilla es que proporciona ATP para el funcionamiento de las bombas de protones. Además, hay que considerar la participación de dos sistemas diferentes para la absorción de luz; uno es el sistema clorofílico ordinario de los cloroplastos (fotosistema PAR), y el otro es un sistema que absorbe la luz azul, basado en un pigmento (probablemente del tipo flavina) unido a la membrana, en el interior de los cloroplastos. Parece ser que el **fotosistema PAR** domina a irradiancias medias a elevadas y suministra ATP mediante fotofosforilación siendo, aparentemente, esencial para una abertura muy amplia a la luz. El **fotosistema de la luz azul** no estimula tal abertura estomática amplia, y se satura a irradiancias muy bajas; se encuentra presente en gramíneas (con células oclusivas en forma de pesas de gimnasia), pero no en especies con células oclusivas en forma arriñonada; se ha sugerido que este sistema es responsable de la abertura rápida de los estomas al amanecer. En orquídeas del género *Paphiopedilum*, que se desarrollan en hábitat muy sombríos, las células oclusivas de forma arriñonada carecen de cloroplastos y, al parecer, su respuesta a la luz está mediada, en gran parte, por el fotosistema de la luz azul. Respuestas rápidas de los estomas a la luz anticipan la demanda fotosintética de CO_2 y pueden describirse, por tanto, como respuestas de «antealimentación» (circuito abierto).

Aunque en la mayoría de las plantas los estomas se abren en presencia de la luz y se cierran en la oscuridad, ocurre lo contrario en plantas que poseen la vía fotosintética del metabolismo ácido de las Crasuláceas (CAM) (véase Capítulo 12). En esas plantas, la abertura máxima tiene lugar en la oscuridad, especialmente al comienzo del período nocturno. En este caso, se contrarrestan completamente las respuestas normales a la luz, pero el CO_2 y la humedad continúan siendo reguladores estomáticos importantes. Durante la noche, se produce la fijación y el almacenamiento (como ácido málico vacuolar) de CO_2 y, por tanto, la C_i será baja, estimulándose la abertura estomática. Durante el día, cuando se libera ácido málico procedente de las vacuolas y, posteriormente, se descarboxila para dar CO_2, los niveles elevados de CO_2 interno estimularán el cierre estomático. La elevada humedad atmosférica nocturna también tiende a estimular la abertura estomática contribuyendo al ajuste fino de los movimientos estomáticos.

2.2.2. *Por lo menos tres señales, la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire, los niveles de ácido abscísico en el apoplasto foliar y alguna señal no bien conocida procedente de las raíces, controlan la abertura estomática en relación con el suministro de agua*

En la Figura 3-3 se muestran los tipos de comportamiento estomático que normalmente se presentan en condiciones de sequía o cuando las tasas transpiratorias superan el suministro de agua a las raíces. El modelo con dos máximos (curva superior de la Fig. 3-3), con cierre estomático parcial o completo al mediodía, es muy corriente en árboles. El dosel de un bosque puede llegar a transpirar una cantidad considerable de agua, especialmente si el aire está seco y la temperatura es elevada. En estos casos, el **cierre estomático al mediodía** puede impedir la **embolia** y la **cavitación** (véase Capítulo 4, apartados 3.4 y 3.5). Muchas plantas herbáceas que se desarrollan en hábitats estacionalmente secos también muestran este modelo con dos máximos al comienzo de la estación seca. No obstante, al final de la misma, cuando el suelo está más seco, los estomas sólo se abren por la mañana, se observa una curva con un solo máximo y la abertura estomática durante este máximo es menor al final que al comienzo de la estación.

Se pueden plantear dos interrogantes: ¿qué señal(es)

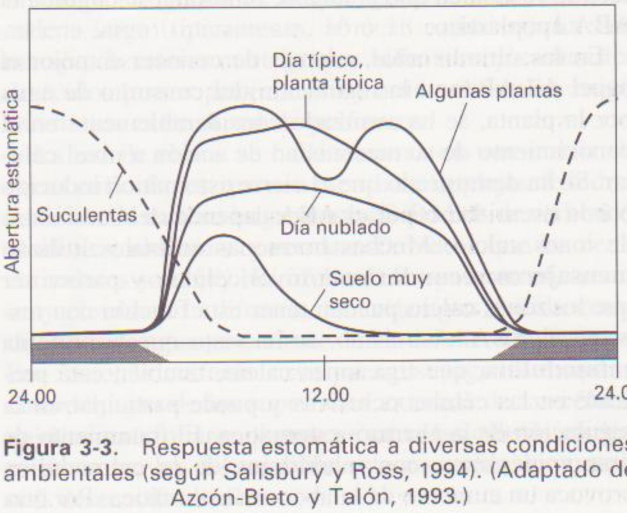


Figura 3-3. Respuesta estomática a diversas condiciones ambientales (según Salisbury y Ross, 1994). (Adaptado de Azcón-Bieto y Talón, 1993.)

contrarresta(n) la baja concentración de CO_2 y la elevada intensidad luminosa que existen al mediodía, e induce(n) el cierre estomático?, ¿por qué, ordinariamente, los estomas se abren menos si el suelo está seco?

Con respecto al cierre estomático al mediodía, parece estar controlado por el ambiente externo, principalmente la **humedad relativa del aire** y, en cierto grado, la **temperatura foliar**. Se sabe que los estomas de muchas especies se cierran en respuesta a un aumento en la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire. La magnitud de esta respuesta depende de la especie, de las condiciones de crecimiento y, especialmente, del estado hídrico de la planta, siendo menor la respuesta a temperatura elevada o en plantas sometidas a sequía. No está claro todavía cómo la humedad relativa ejerce este efecto, pero una hipótesis es que afecta a la tasa de pérdida de agua a través de la cutícula y, por tanto, a la turgencia de la epidermis, desencadenándose por ello el cierre estomático. Debido a que la respuesta a la humedad es previa a cualquier cambio en el estado hídrico de la hoja, se considera, al igual que en el caso de la luz, como una respuesta de «antealimentación» (circuito abierto).

La señal procedente de la hoja que provoca el cierre estomático en caso de déficit hídrico es el inhibidor del crecimiento ácido abscísico (ABA) (véase Capítulo 22). Su sistema de control es bastante peculiar. Las hojas e, incluso, la epidermis superior e inferior de una misma hoja pueden variar su sensibilidad al ABA. Cuando las hojas se marchitan (turgencia cero), se desencadena la síntesis de ABA en los cloroplastos de las células el mesófilo. En un primer momento, esto no tiene efecto sobre los estomas, pero al cabo de varios ciclos de marchitamiento y recuperación, los niveles de ABA aumentan y, al final, una caída de la turgencia foliar (no necesariamente hasta el porcentaje de marchitez) provoca la liberación del ABA almacenado en las paredes celulares (apoplasto). El ABA puede transportarse hasta la plasmalema de las células oclusivas en las que, incluso en cantidades mínimas, afecta al bombeo de iones y provoca el cierre estomático. En este caso, el papel del ABA parece ser verdaderamente hormonal. A medida que la hoja se rehidrata, se degrada el ABA apoplástico.

En los últimos años, además de conocerse mejor el papel del ABA en la regulación del consumo de agua por la planta, se ha avanzado considerablemente en el conocimiento de su mecanismo de acción a nivel celular. Se ha demostrado que el cierre estomático inducido por la oscuridad o por el ABA depende del suministro de iones calcio. Muchas hormonas animales utilizan **mensajeros secundarios** a nivel celular, y parece ser que los iones calcio pueden tener esta función con respecto al ABA. Asimismo, se ha visto que la proteína **calmodulina**, que liga iones calcio, también está presente en las células oclusivas y puede participar en la regulación de la abertura estomática. El tratamiento de tiras epidérmicas con inhibidores de la calmodulina provoca un aumento de la abertura estomática. Por otra parte, se sabe que en las plantas las ATPasa cálcicas están reguladas por el calcio y la calmodulina, si bien no se ha estudiado suficientemente su función en las células oclusivas.

Como se ha indicado anteriormente, los estomas tienden a cerrarse con la disminución del potencial hídrico foliar. El cierre se produce para un amplio espectro de Ψ y esta relación se puede modificar por la exposición a un estrés previo o por la velocidad de desecación. No obstante, la **conductancia estomática** es relativamente insensible a la fluctuación diaria del Ψ; esta respuesta es la que cabe esperar si suponemos que, durante el día, es la conductancia estomática la que controla el potencial hídrico foliar (mediante una alteración de la tasa transpiratoria), más bien que al revés.

Aunque se ha comprobado que los estomas responden al estado hídrico foliar a través de efectos sobre la acumulación activa de solutos en las células oclusivas (véase apartado 2.1), varios estudios han puesto de manifiesto que la respuesta estomática a la sequía edáfica puede estar controlada por otros factores. Así, por ejemplo, cuando se modificó el estado hídrico foliar de plantas de *Helianthus annuus* y *Nerium oleander*, alterando la transpiración mediante cambios en la humedad atmosférica, se encontró que la conductancia foliar estaba más relacionada con el estado hídrico del suelo que con el de la hoja. Esta hipótesis se ha comprobado también presurizando el sistema radical hasta alcanzar presión cero en el xilema (células foliares turgentes) y, al mismo tiempo, dejando secar el suelo. De nuevo, la conductancia foliar parece responder mejor al **contenido hídrico del suelo** que a la turgencia foliar.

Por otra parte, si bien se ha observado que la conductancia estomática está mejor relacionada con Ψ_p que con Ψ, es muy posible que dicha relación sea indirecta y que se realice a través de un efecto sobre el bombeo de iones en las células oclusivas. Finalmente, otro hecho observado normalmente es que, cuando una planta se riega después de un período de sequía, los estomas pueden tardar varios días en recuperarse (dependiendo de la intensidad y duración del estrés), a pesar de que el potencial hídrico foliar se recupere rápidamente.

2.2.3. La heterogeneidad de la conductancia estomática, la temperatura y otros factores también afectan a la abertura estomática

Heterogeneidad de la conductancia estomática. Estudios realizados sobre el efecto de la aplicación de ABA en hojas sugirieron que no tenía acción inhibidora directa sobre la fotosíntesis, aunque la supresión de la abertura estomática podía ejercer un efecto indirecto, al restringir la difusión de CO_2. Ulteriores análisis de la relación existente entre tasas de fotosíntesis y **concentración de CO_2 intercelular** (C_i), en hojas a las que se había suministrado ABA exógeno para provocar cierre estomático, sugerían que C_i permanecía constante o, incluso, aumentaba. Estos resultados no dejaban de ser sorprendentes, ya que lo lógico hubiese sido que C_i disminuyera a medida que los estomas se cerraban. Al no ser así, se dedujo que la exposición breve al ABA podía tener efecto inhibidor directo sobre la fotosíntesis, independientemente del cierre estomático.

Actualmente, se sabe que la contradicción aparente es consecuencia de los errores que surgen cuando se utiliza el método convencional de estimar C_i a partir de los datos de intercambio gaseoso. La **tasa transpiratoria** se calcula como un promedio para toda la superficie foliar (véanse apartados 3.1 y 3.2); esto proporciona la base para estimar la conductancia total de la hoja al vapor de agua (g_w). A partir de ese valor se calcula la relación:

$$C_i = C_a - 1.6\ A/g_w \qquad [3\text{-}1]$$

siendo C_a, la concentración de CO_2 en el aire exterior a la hoja y A, la tasa de asimilación neta de CO_2 (véase también Capítulo 13).

No obstante, este método de estimar C_i resulta incorrecto si el comportamiento de los estomas no es uniforme en las diferentes partes de la hoja, obteniéndose valores superiores a los reales y dando la impresión de que la fotosíntesis disminuye más de lo que se podría atribuir al cierre estomático. Estudios hechos con hojas cortadas de *Vitis vinifera* y *Helianthus annuus,* a las que se les suministraba ABA a través del peciolo, han demostrado que el cierre estomático se produce de forma heterogénea. Lo mismo se ha observado al inducir el aumento de ABA endógeno mediante sequía edáfica en especies de *Vitis vinifera, Nerium oleander* y *Eucaliptus ficifolia,* explicándose así la aparente inhibición no estomática de la fotosíntesis mediante el ABA. No obstante, en el caso de *Medicago sativa,* se ha observado que cuando el estrés hídrico se impone de manera cíclica, la actividad de la ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa-oxigenasa (rubisco) disminuye considerablemente, y la limitación estomática de la fotosíntesis sólo es del 15 %. Vemos, por tanto, que la limitación estomática de la fotosíntesis depende de la especie y de la forma de imponer el déficit hídrico. Ahora bien, ¿por qué responden los estomas de esa manera tan poco uniforme? En muchas hojas, la red de haces vasculares provoca el aislamiento de zonas de espacios intercelulares y existe una restricción en la difusión lateral de CO_2 entre dichas zonas. Se cree que las hojas con tal anatomía («heterobárica») son proclives al cierre estomático no uniforme, mientras que esto no ocurre en aquellas que poseen espacios intercelulares bien conectados («homobáricas»), que proporcionan elevada movilidad gaseosa.

La **heterogeneidad del cierre estomático** conduciría no sólo a variaciones en la C_i sino, también, a diferencias importantes en el metabolismo del carbono, resultantes de cambios en la fijación del CO_2 y en la fotorrespiración. Un grado elevado de heterogeneidad probablemente conlleva una ineficiencia en el funcionamiento de la hoja, que habría que considerar en relación con la productividad vegetal. Por todo ello, la heterogeneidad del comportamiento estomático es un aspecto que merece una investigación más detallada.

Temperatura y otros factores. Muchos estudios sobre las respuestas estomáticas a la temperatura han dado resultados contradictorios. A menudo, el efecto de la temperatura se confunde con el efecto de variaciones en la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire. Por tanto, es necesario efectuar estudios de respuesta a la temperatura en condiciones constantes de déficit de presión de vapor. En general, los estomas tienden a abrirse a medida que aumenta la temperatura. No obstante, la magnitud de la respuesta depende de la presión de vapor.

Por último, la abertura estomática también depende de otros muchos factores tales como edad foliar, nutrición y enfermedades, así como de la influencia de contaminantes gaseosos tales como el O_3, el SO_2 y los óxidos de nitrógeno, probablemente debido a sus efectos sobre la integridad de las membranas.

En la Figura 3-4 se resumen los factores más importantes que controlan la abertura estomática.

3. TRANSPIRACIÓN

Se define la transpiración como la pérdida de agua en la planta en forma de vapor. Aunque una pequeña cantidad del vapor de agua se puede perder a través de aberturas pequeñas (denominadas **lenticelas**) en la corteza del tallo y ramas jóvenes, la mayor proporción (más del 90 %) se escapa por las hojas. En realidad, el proceso de la transpiración está muy ligado a la anatomía (Fig. 3-5). Las superficies externas de una hoja típica de planta vascular están recubiertas de un depósito céreo dispuesto en varias capas, denominado **cutícula**. El componente principal de la cutícula es la **cutina**, un polímero heterogéneo de ácidos grasos hidroxilados de cadena larga (típicamente, 16 ó 18 carbonos). La formación de ésteres entre grupos hidroxilos y carboxilos de ácidos grasos próximos forma un entramado, originando una extensa red de polímeros.

La red de cutina se halla inmersa en una matriz de **ceras cuticulares**, que son mezclas complejas de hidrocarburos de cadena larga (hasta 37 átomos de carbono), alcoholes, aldehídos y cetonas. Debido a que las ceras cuticulares son muy hidrófobas, ofrecen una resistencia muy elevada a la difusión, tanto de agua líquida como de vapor de agua procedente de las células subyacentes. Por tanto, la cutícula sirve para restringir la evaporación del agua de las superficies externas de las células epidérmicas foliares, y protege tanto las células epidérmicas como las del mesófilo subyacente de una potencial desecación letal.

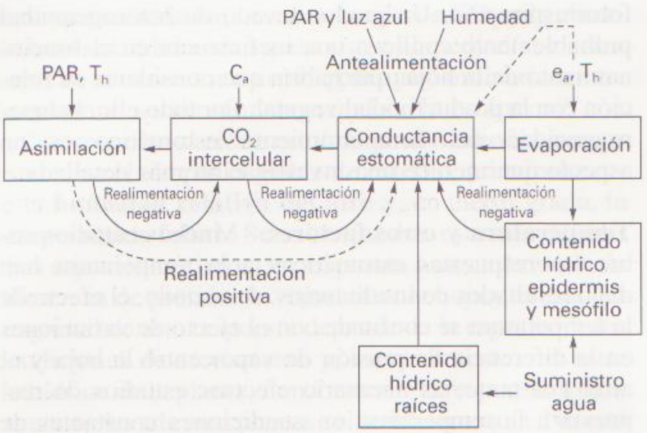

PAR y luz azul
Humedad
PAR, T_h
C_a
Antealimentación
e_a, T_h
Asimilación
CO_2 intercelular
Conductancia estomática
Evaporación
Realimentación negativa
Realimentación negativa
Realimentación negativa
Contenido hídrico epidermis y mesófilo
Realimentación positiva
Contenido hídrico raíces
Suministro agua

Figura 3-4. Factores que controlan la conductancia estomática. PAR, radiación fotosintéticamente activa; T_h, temperatura foliar; C_a y e_a, concentración atmosférica de CO_2 y presión de vapor de agua, respectivamente (según Raschke, 1979). (Adaptado de Azcón-Bieto y Talón, 1993.)

La integridad de la epidermis y de la cutícula que la recubre es interrumpida por los estomas. El interior de la hoja está constituido por células fotosintéticas del mesófilo; la disposición algo dispersa de esta células origina un sistema interconectado de espacios aéreos intercelulares. Este sistema puede llegar a ser muy extenso, constituyendo en algunos casos hasta un 70 % del volumen foliar total.

Los sitios de evaporación están localizados tanto en las **cavidades sub-estomáticas**, sobre todo en la pared epidérmica interna próxima al poro estomático, como en las paredes celulares externas de las células epidérmicas, siempre que no exista un engrosamiento secundario importante (Fig. 3-6). Esto se ha deducido a la vista de la gran diferencia de densidad de vapor creada entre estos puntos, así como por la diferente suberización de las paredes de las células del mesófilo.

Una superficie mojada, expuesta al aire, cede tanto más vapor de agua por unidad de tiempo y área cuanto mayor sea el **gradiente de presión de vapor** entre la superficie y el aire. Por otra parte, la radiación intensa calienta la superficie foliar lo que origina un gradiente de presión de vapor más acusado. Por tanto, las propiedades radiativas de la hoja (especialmente su albedo) desempeñan un papel esencial en la evaporación del agua en el mesófilo. La transpiración y el movimiento del agua a través de la planta se presentan incluso, en condiciones de humedad elevada, cuando el aire está saturado con vapor de agua.

A lo largo de la vida de una planta, aproximadamente un 95 % del agua absorbida pasa simplemente a través de ella y se pierde por transcripción. No obstante, hay que decir también que la evaporación del agua en las hojas proporciona la mayor parte de la energía para el movimiento del agua, dado que establece el gradiente de potencial hídrico (Capítulos 2 y 4).

3.1. El vapor de agua fluye de la hoja a la atmósfera mediante difusión a través de los estomas

La transpiración se puede considerar como un proceso de difusión (véase Capítulo 2). Su intensidad depende tanto del suministro de energía para vaporizar el agua,

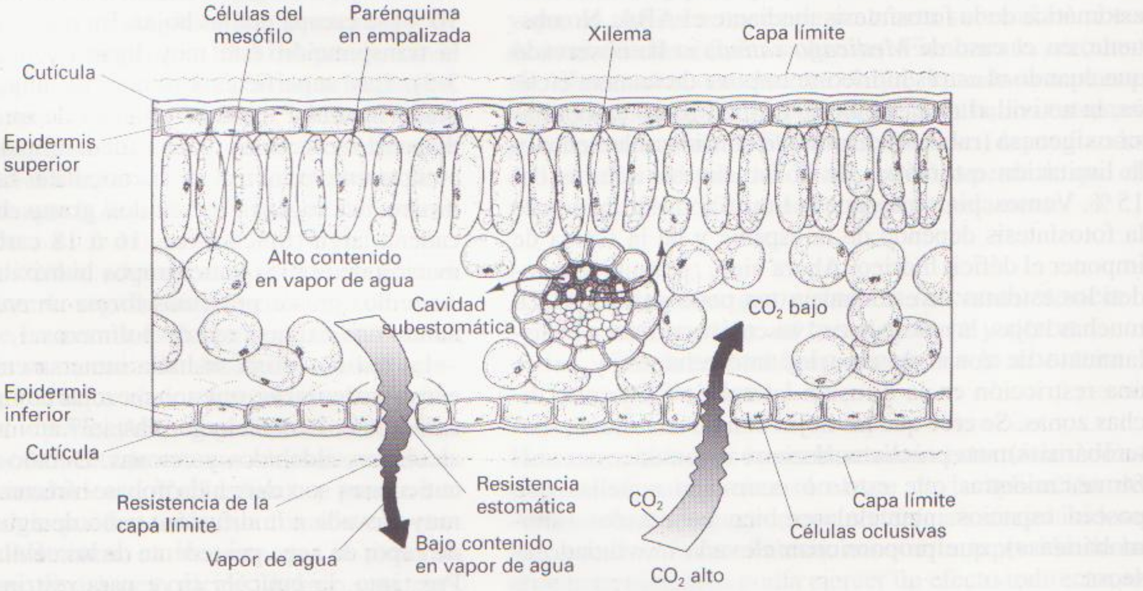

Células del mesófilo
Parénquima en empalizada
Xilema
Capa límite
Cutícula
Epidermis superior
Alto contenido en vapor de agua
Cavidad subestomática
CO_2 bajo
Epidermis inferior
Cutícula
Resistencia estomática
Resistencia de la capa límite
CO_2
Capa límite
Células oclusivas
Vapor de agua
Bajo contenido en vapor de agua
CO_2 alto

Figura 3-5. Ruta del agua a través de la hoja. El agua fluye desde el xilema hacia las paredes celulares del mesófilo, donde se evapora en los espacios aéreos en el interior de la hoja. El vapor de agua se mueve por difusión a través del espacio aéreo hacia el poro estomático, y atraviesa la capa límite de aire en contacto con la superficie de la hoja. El CO_2 también difunde hacia la hoja a través del estoma, según un gradiente de concentración (adaptado de Taiz y Zeiger, 1991).

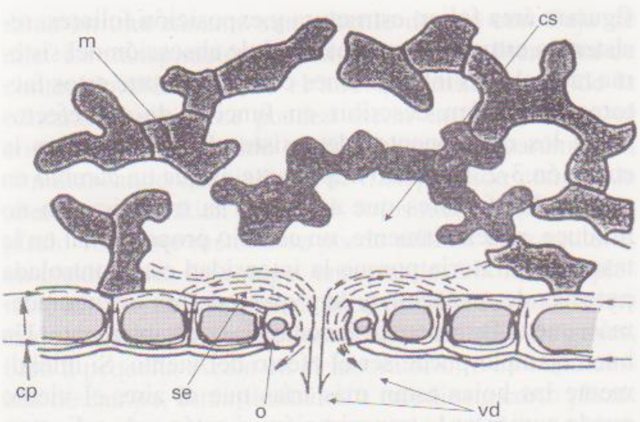


Figura 3-6. Representación de los trayectos del flujo de vapor de agua entre los espacios aéreos de la hoja y la atmósfera exterior; cs, cavidad subestomática; m, células del mesófilo; se, principales sitios de evaporación; o, célula oclusiva; vd, vía de difusión hacia el exterior; cp, corriente principal del agua líquida (según Meidner y Sheriff, 1976) (adaptado de Azcón-Bieto y Talón, 1993).

como del gradiente de concentración o presión de vapor y la magnitud de las resistencias. La fuerza motriz para el movimiento de agua líquida a través del tejido es la **diferencia de potencial hídrico** ($\Delta\Psi$), pero la fuerza motriz para el movimiento del vapor de agua es el **gradiente de concentración o presión de vapor** que, además de elevado, frecuentemente es constante. Por tanto, lo que determina el flujo variable de vapor de agua en la transpiración es la resistencia a la difusión de vapor hacia el exterior o **resistencia difusiva** (r) ($s \cdot m^{-1}$). (Frecuentemente se utiliza $1/r$ = **conductancia**, g, $m \cdot s^{-1}$). La transpiración difiere de la evaporación en que el escape del vapor de agua está controlado, en gran medida, por las resistencias foliares a la difusión, las cuales no participan en la evaporación de una superficie de agua libre. Utilizando la ley de Ohm, que es un análogo eléctrico a la ley de Fick de la difusión, tendremos:

$$T = \frac{C_h - C_a}{r_h + r_a} = \frac{273\,\rho_v}{PT}\,\frac{e_h - e_a}{r_h + r_a} \qquad [3\text{-}2a]$$

$$T = (C_h - C_a)\,g_w \qquad [3\text{-}2b]$$

siendo T, la transpiración ($g \cdot m^{-2}\,s^{-1}$); C_h y C_a, la concentración de vapor de agua ($g \cdot m^{-3}$); r_h y r_a, las resistencias al vapor de agua de la hoja y de la capa límite (véase apartado 3.2); $g_w = 1/(r_h + r_a)$, conductancia total al vapor de agua; e_h y e_a, la presión de vapor (mbar) de las superficies evaporantes en el interior de la hoja (h) y en el aire (a). El término $273\,\rho_v/PT$ (en el que ρ_v es la densidad del vapor de agua en $g \cdot m^{-3}$; P, es la presión atmosférica en mbar y T, la temperatura absoluta en °K) convierte la concentración de vapor en presión de vapor.

La temperatura foliar determina el valor de C_h y e_h, dado que la concentración de vapor en las cavidades subestomáticas se considera similar a la del aire saturado (Cuadro 2-1). Con respecto a C_a y e_a, dependen tanto de la temperatura como de la humedad relativa del aire.

La ecuación anterior se puede expresar también en términos de diferencia de potencial hídrico ($\Delta\Psi$) entre la hoja y el aire. Si consideramos una situación en la que el aire tenga una humedad relativa (HR) del 50 % y una temperatura de 20 °C, su Ψ será -94.1 MPa (ecuación 2-17). Naturalmente, el Ψ de la atmósfera se hace más negativo, tanto con el aumento del **déficit de saturación de vapor** en la atmósfera como con el aumento de la temperatura. El valor tan negativo del potencial hídrico en la atmósfera, en comparación con los valores de potencial hídrico normalmente encontrados en los tejidos vegetales, indica que el mayor gradiente de potencial hídrico en todo el sistema se presenta en el segmento hoja-aire. Este hecho destaca la importancia de un control preciso, pero flexible, del flujo de vapor de agua en ese trayecto de la vía.

3.2. La resistencia estomática a la difusión limita la tasa transpiratoria

Las resistencias relacionadas con la transpiración requieren una atención especial. La **resistencia foliar** (r_h) se refiere al flujo de vapor a través de los estomas y la cutícula. Se considera que r_h consta de dos resistencias conectadas en paralelo:

$$1/r_h = 1/r_c + 1/r_e \qquad [3\text{-}3]$$

En el caso de hojas anfiestomáticas:

$$1/r_h = 1/r_{\text{cara superior}} + 1/r_{\text{cara inferior}} \qquad [3\text{-}4]$$

La **resistencia estomática** (r_e) depende del número de estomas por unidad de área foliar, así como de su geometría y del grado de abertura. Las variaciones en la abertura estomática se producen como consecuencia de cambios en la turgencia de las células oclusivas (véase Movimientos Estomáticos, apartado 2). La **resistencia cuticular** (r_c), depende de las características de la cutícula foliar. Una r_c elevada se asocia con cutículas gruesas o enriquecidas con materiales hidrófobos; no es controlada por la planta como lo es r_e y disminuye con el aumento de la temperatura y de la humedad relativa. Cuando se compara con los valores mínimos de r_e, r_c es de 1 a 2 órdenes de magnitud superior (Cuadro 3-1). Por tanto, durante el día, la **transpiración cuticular** es despreciable en relación con la **transpiración estomática**. La importancia ecológica de r_c es más aparente durante la noche, cuando los estomas se cierran, las **xerófitas** alcanzan valores mucho más elevados de r_c que las **mesófitas**, mostrando así tasas inferiores de transpiración cuticular.

Cuadro 3-1. Resistencias (r) al transporte de agua en hojas con saturación luminosa y 22 °C (según Holmgren, Jarvis y Jarvis, 1965). (Adaptado de Azcón-Bieto y Talón, 1993.)

	Resistencias al transporte de vapor de agua (sm^{-1})		
Especie vegetal	**Cutícula** r_c	**Estoma (abierto)** r_e	**Capa límite** r_a
Helianthus annuus	-	38	55
Lamium galeobdolon	3700	1060	73
Circaea lutetiana	9000	1610	61
Acer platanoides	8500	1470	69
Quercus robur	38 000	670	69
Betula verrucosa	8300	92	80

Además de las dos resistencias mencionadas, el vapor de agua que difunde fuera de la hoja encuentra una tercera resistencia, la de la capa límite de aire relativamente en calma, casi saturado de vapor de agua, que cubre la superficie foliar: la **resistencia de la capa límite** o **capa estacionaria** (r_a), que es proporcional al grosor de la capa de aire quieto (d) en contacto con la superficie foliar:

$$r_a = d/D \qquad [3\text{-}5]$$

siendo D, el coeficiente de difusión del vapor de agua al aire (aproximadamente 0.24 $cm^2 \cdot s^{-1}$). La velocidad del viento afecta extraordinariamente al grosor de la capa límite, de tal forma que disminuye con el aumento de la velocidad. Por tanto, también se ha sugerido la siguiente expresión para calcular r_a:

$$r_a = 1.3\sqrt{l/u} \qquad [3\text{-}6]$$

siendo l el ancho de la hoja y u la velocidad del viento. Ordinariamente, r_a varía entre 10 y 100 $s \cdot m^{-1}$ para un espectro normal de velocidades del viento y formas foliares.

En la mayoría de las plantas la resistencia estomática es la que normalmente limita la tasa transpiratoria.

Nota: El inverso de la resistencia total al vapor de agua ($1/[r_h + r_a]$) es la conductancia total al vapor de agua (g_w).

3.3. La interacción entre factores ambientales y endógenos determina la intensidad transpiratoria

Los factores ambientales más importantes que afectan a la transpiración son: radiación, déficit de presión de vapor del aire, temperatura, velocidad del viento y suministro de agua. Entre los factores de la propia planta figuran: área foliar, estructura y exposición foliares, resistencia estomática y capacidad de absorción del sistema radical. Las interacciones complejas entre estos factores se pueden describir en función de sus efectos sobre los componentes de resistencia y energía en la ecuación 3-2. El hecho importante es que un cambio en uno de los factores que afectan a la transpiración no produce, necesariamente, un cambio proporcional en la tasa transpiratoria porque la intensidad está controlada por más de un factor, y hay que tener en cuenta, además, que el factor controlador varía constantemente. Un buen ejemplo puede ser el efecto del viento. Si inicialmente las hojas están más frías que el aire, el viento puede aumentar la transpiración; si están más calientes, al enfriarlas, puede disminuirla. En la Figura 3-7 se indica el entramado complejo de la interacción de factores que determina la intensidad transpiratoria.

3.4. El método gravimétrico y el de medida de la pérdida de vapor de agua son los más utilizados para cuantificar la transpiración

El método gravimétrico consiste en determinar el peso que pierde la planta debido a la transpiración. Se parte de la planta bien regada en maceta, teniendo la precaución de cubrir la superficie del suelo con material impermeable. Este método puede utilizarse también en condiciones de campo, usando los denominados **lisímetros** que consisten en grandes recipientes rellenos de suelo (a veces varios metros cúbicos), que se apoyan sobre dispositivos de pesada y cuyo conjunto se entierra en el suelo. El lisímetro se suele considerar como el instrumento más apropiado y exacto para estudios de campo, especialmente en cultivos, pero es caro y no portátil.

Para cuantificar la transpiración mediante el estudio de la pérdida de vapor de agua, se encierra una hoja o

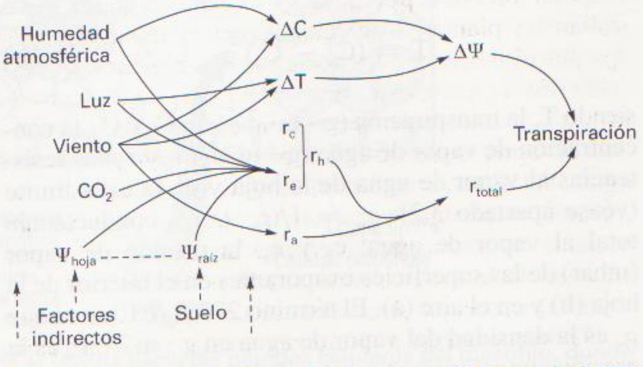


Figura 3-7. Interacción de factores que afectan a la transpiración (según Ridge, 1991). (Adaptado de Azcón-Bieto y Talón, 1993.)

rama en una cámara transparente dotada con flujo de aire. La transpiración se estima como la diferencia de contenido hídrico entre el aire que entra y sale de la cámara. También se pueden medir la temperatura, el contenido en anhídrido carbónico y otros parámetros, simultaneando las medidas de transpiración con las de abertura estomática y de tasas fotosintéticas (véase Capítulo 13). Este método se puede utilizar para estudios en condiciones de campo, encerrando árboles completos o un conjunto de plantas en el interior de una cubierta de plástico. Los **métodos de intercambio de gases**, bien a pequeña escala en el laboratorio, o en condiciones de campo, están limitados a estudios a corto plazo. El hecho de encerrar una planta puede, a largo plazo, alterar significativamente el microclima que rodea las hojas. Condiciones tales como temperatura, humedad y flujo del aire han de registrarse y controlarse cuidadosamente. No obstante, las cámaras y los sistemas de medida pueden hacerse muy portátiles y, en la actualidad, se dispone de un gran número de instrumentos comerciales que se pueden utilizar en estudios de campo. Una técnica que, probablemente, será de gran valor en el futuro se basa en la determinación de la intensidad transpiratoria a partir de estimaciones de la velocidad del **flujo de savia** (véase Capítulo 4).

La transpiración en ecosistemas naturales a gran escala es difícil de medir y, normalmente, se estima de forma indirecta. Aquí el investigador calcula esencialmente un **balance hídrico**, considerando tanto los aportes (precipitación) como las pérdidas (almacenamiento en el suelo, drenaje, escorrentía, etc.). Se considera que la transpiración equivale a la diferencia entre aportes y pérdidas.

3.5. La eficiencia en el uso del agua es una medida de la efectividad de los estomas en maximizar la fotosíntesis reduciendo, al mismo tiempo, la pérdida de agua

Existe un interés considerable en relacionar la producción vegetal con las medidas de pérdida de agua por evaporación correspondientes a la zona en que se desarrollan las plantas. Lógicamente, en sistemas manejados por el hombre, pertenecientes a ambientes con escasez de agua, existe una manifiesta necesidad de maximizar el crecimiento teniendo en cuenta la cantidad de agua disponible. La **eficiencia en el uso del agua**, WUE (*Water Use Efficiency*) se refiere precisamente a un parámetro de producción. Un objetivo importante de investigación en este área es alcanzar una elevada WUE manteniendo alta la productividad.

La eficiencia en el uso del agua es un parámetro que se puede considerar a diferentes niveles, y es necesario tener precaución a la hora de su utilización. En lo que se refiere a la hoja, la WUE (también denominada **eficiencia en el uso del agua de la fotosíntesis**, WUE_{ph}) es:

$$WUE_{ph} = \\ = \frac{\text{absorción neta de } CO_2\ (\mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1})}{\text{tasa transpiratoria (mmol } H_2O\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1})} \quad [3\text{-}7]$$

En lo que se refiere a una comunidad o cultivo, la WUE (también denominada **eficiencia en el uso del agua de la productividad**, WUE_p) es el total de materia seca producida por unidad de agua consumida en la **evapotranspiración** (evaporación del suelo y transpiración de las plantas):

$$WUE_p = \\ = \frac{\text{materia seca o rendimiento del cultivo (kg ha}^{-1})}{\text{agua consumida en evapotranspiración (kg ha}^{-1})} \quad [3\text{-}8]$$

En este último caso, la falta frecuente de datos sobre materia seca de raíces hace que los resultados se calculen teniendo en cuenta únicamente la materia seca de los órganos aéreos. Por ello, algunos autores han propuesto utilizar el término **eficiencia transpiratoria** más bien que eficiencia en el uso del agua, para referirse al total de la producción de materia seca por unidad de agua transpirada.

A nivel de la hoja se ha visto que tanto los factores ambientales como los de la propia planta influyen en la eficiencia transpiratoria. El factor ambiental más importante es la humedad atmosférica. Un aumento en el **déficit de presión de vapor de la atmósfera** (disminución de la humedad relativa) elevará la transpiración sin un aumento simultáneo en la fotosíntesis, lo cual conduce a una disminución en la eficiencia transpiratoria. Por tanto, una elevada temperatura del aire, a través de su efecto en el déficit de presión de vapor, reducirá la eficiencia transpiratoria. Asimismo, las plantas propias de regiones frías tendrán mayor eficiencia transpiratoria que las plantas propias de regiones cálidas, debido a la menor demanda evaporativa en la región fría. Los déficit hídricos, al originar cierre estomático, aumentarán la eficiencia transpiratoria, si bien un incremento simultáneo en la resistencia interna a la absorción de CO_2 pueda impedir tal aumento y, por tanto, hacer que los déficit hídricos afecten muy poco o casi nada a la eficiencia transpiratoria.

Por lo general, la eficiencia transpiratoria de especies C_4 suele ser el doble de la de las especies C_3. Esta diferencia aumenta con la temperatura en el intervalo comprendido entre 20 y 35 °C. El mayor valor en las especies C_4 se debe, fundamentalmente, a las mayores tasas de fotosíntesis y crecimiento, sobre todo en condiciones de intensidad luminosa y temperatura elevadas (véanse Capítulos 12 y 13).

Se ha desarrollado una técnica que permite conocer la eficiencia transpiratoria de una manera integrada, a lo largo de todo el desarrollo y en condiciones de campo. La técnica de **discriminación isotópica del carbo-**

no se basa en que la primera enzima que participa en la fijación de CO_2 en especies C_3, la rubisco (véase Capítulo 11), discrimina fuertemente en contra del isótopo pesado $^{13}CO_2$ (1 %) comparado con el isótopo más abundante $^{12}CO_2$ (99 %), mientras que la difusión a través de los estomas sólo discrimina débilmente en contra del $^{13}CO_2$. Por tanto, con los estomas abiertos (y resistencias a la difusión bajas) hay una mayor discriminación en contra del $^{13}CO_2$ que cuando existe una limitación difusiva frente a la asimilación de CO_2 por cierre estomático. La teoría predice una relación lineal entre el grado de discriminación por el ^{13}C (Δ) y la concentración interna de CO_2, ya que:

$$\Delta = (4.4 + 22.6\ p_i/p_a) \times 10^{-3} \qquad [3\text{-}9]$$

siendo, p_i = presión parcial interna del CO_2
p_a = presión parcial externa del CO_2

Puesto que la eficiencia transpiratoria está también relacionada con la concentración de CO_2 en el interior de las hojas, existe una relación lineal de tipo negativo entre la discriminación por el $^{13}C(\Delta)$ y la eficiencia transpiratoria. Se trata, por tanto, de una técnica francamente útil para estudiar diferencias genotípicas en la eficiencia transpiratoria. La técnica consiste en analizar, mediante espectrometría de masas, la relación de abundancia molar relativa de ^{13}C a ^{12}C en hojas viejas de plantas de la misma edad y pertenecientes a diversos genotipos. Las desigualdades que se presenten estarán relacionadas con diferencias en la eficiencia transpiratoria durante la acumulación de carbono atmosférico a lo largo de toda la vida de la hoja. Por esto se le denomina **eficiencia transpiratoria intrínseca o integrada**. Por el contrario, el método basado en determinar la eficiencia transpiratoria mediante intercambio de gases en un determinado momento de la vida de la planta servirá para obtener la denominada **eficiencia transpiratoria instantánea o actual**. Es decir, en este último caso, para tener una idea integrada de toda la vida de la planta, haría falta realizar dichas medidas a lo largo del día y en diferentes momentos del desarrollo, lo cual, teniendo en cuenta las limitaciones de la metodología del intercambio de gases, además de difícil sólo permitiría seguir simultáneamente un número muy limitado de individuos. Todo ello pone de manifiesto el interés actual por la determinación de la composición isotópica del carbono para estimar la eficiencia transpiratoria de una manera cómoda e integrada.

RESUMEN

La transpiración, es decir, la pérdida de vapor de agua en las plantas, es un proceso controlado, tanto por factores físicos externos, como factores fisiológicos. La radiación solar proporciona la fuente de energía para la transpiración, siendo la evaporación del agua en la hoja la que establece el gradiente de potencial hídrico en la planta. La intensidad transpiratoria depende del suministro de energía, del gradiente de presión de vapor y de la magnitud de las resistencias. La resistencia difusiva al movimiento del vapor de agua desde la hoja al aire tiene tres componentes: cuticular, estomático y de capa límite. La resistencia cuticular es, ordinariamente, muy elevada y, por tanto, la mayor parte del vapor se mueve a través de los estomas. Las variaciones en la abertura estomática se producen como consecuencia de cambios en la turgencia de las células oclusivas. La regulación de la abertura estomática es muy compleja, ya que los estomas responden a una diversidad de influencias ambientales (por ejemplo, luz, humedad, temperatura, concentración de CO_2) y endógenas (tales como producción y liberación de hormonas en raíz y hoja, etc.). Todos estos factores actúan a través de complejos sistemas de antealimentación y realimentación.

Debido a que, con frecuencia, el agua es un recurso limitante de la producción vegetal, existe un interés considerable en determinar la eficiencia en el uso del agua en relación con la fotosíntesis y la productividad. Normalmente, la eficiencia en el uso del agua varía en los diferentes tipos fotosintéticos de acuerdo al siguiente orden: $C_3 < C_4 <$ CAM, existiendo también diferencias importantes entre especies dentro de cada tipo.

PROBLEMAS Y CUESTIONES

1. Una planta de alubia creció bajo una campana de vidrio, con atmósfera saturada de vapor de agua a 25 °C. Al incidir la radiación solar sobre la planta, su temperatura aumentó 10 °C por encima de la del aire que se mantuvo a 25 °C. Otra planta similar creció a la sombra a 25 °C y con una humedad relativa del 70 %. ¿Cuál de las dos plantas transpiró más? Los valores de las resistencias a la difusión de agua fueron $r_a = 0.5\ s\ cm^{-1}$, $r_e = 1\ s\ cm^{-1}$ y $r_c = 45\ s\ cm^{-1}$. Suponemos que la resistencia del mesófilo (r_m) es despreciable. Las concentraciones de vapor de agua de saturación a 25 y 35 °C son 23×10^{-6} y $40 \times 10^{-6}\ g\ H_2O\ cm^{-3}$, respectivamente.

2. Seleccione aquellos factores que pueden aumentar la tasa transpiratoria. Para cada factor seleccionado, indique cómo actúa para estimular la transpiración.
   a) Viento fuerte.
   b) Baja velocidad del viento.
   c) Humedad relativa baja.
   d) Humedad relativa elevada.
   e) Temperatura foliar por encima de la temperatura ambiente.
   f) Temperatura foliar por debajo de la temperatura ambiente.
   g) Estomas cerrados.
   h) Estomas muy abiertos.

3. ¿Cuáles de las siguientes propiedades o características: 1) se encuentran ordinariamente en las células oclusivas, y

CAPÍTULO 4

TRANSPORTE DE AGUA Y BALANCE HÍDRICO EN LA PLANTA

Manuel Sánchez-Díaz y Jone Aguirreolea

1. Introducción. 2. Absorción de agua por las raíces. 3. Flujo hídrico a través del xilema. 4. Movimiento del agua en la hoja. 5. Balance hídrico. 6. Déficit hídricos y crecimiento vegetal.

1. INTRODUCCIÓN

En una planta en crecimiento activo, existe una fase de agua líquida continua que se extiende desde la epidermis de la raíz hasta las paredes celulares del parénquima foliar. Generalmente, se acepta que el movimiento de agua desde el suelo al aire, a través de toda la planta, se puede explicar por la existencia de **gradientes de potencial hídrico** a lo largo de la vía (Capítulo 2). Debido a que el aire en los espacios intercelulares del parénquima lagunar en el mesófilo foliar está prácticamente a presión de vapor de saturación, mientras que el aire exterior rara vez está saturado de agua, el vapor de agua se mueve desde el interior de la hoja a la atmósfera exterior, siguiendo un gradiente decreciente de potencial hídrico. Este proceso, denominado **transpiración**, es la fuerza motriz más importante para el movimiento del agua a través de la planta (Fig. 4-1 y Capítulos 2 y 3).

2. ABSORCIÓN DE AGUA POR LAS RAÍCES

Para mantener la turgencia de la parte aérea, así como para posibilitar las actividades bioquímicas hasta un nivel que asegure la supervivencia, el agua perdida en la planta mediante transpiración ha de reponerse continuamente. Muchas plantas pueden absorber la humedad atmosférica en forma de niebla o rocío, pero la absorción foliar de agua es insignificante comparada con la absorción a través de las raíces.

2.1. El agua entra con mayor rapidez a través de aquellas regiones de la raíz que ofrecen menos resistencia

El agua entra en las raíces en respuesta a un gradiente de potencial hídrico en el xilema, establecido por la transpiración. Claramente, el agua entrará con mayor rapidez a través de aquellas regiones de la raíz que ofrezcan menor resistencia, dependiendo de una diversidad de factores y de la especie de que se trate.

Experimentos realizados con raíces primarias jóvenes han demostrado que la región meristemática es relativamente impermeable al agua. En esta región, las células no están vacuoladas y contienen citoplasma denso; asimismo, en la proximidad del ápice radicular el tejido vascular no está diferenciado y, por tanto, si el agua llegase a entrar libremente no podría ascender. El máximo de absorción se presenta en la zona radical próxima a la región meristemática, pero distal a la región de intensa suberización y lignificación (Fig. 4-2). Aumentos en la tasa transpiratoria pueden provocar un desplazamiento de la zona de máxima absorción hacia la base de la raíz (Fig. 4-3).

Los pelos radicales pueden absorber agua, pero no son esenciales, puesto que las plantas cultivadas en un medio hidropónico, así como las plantas acuáticas, suelen carecer de ellos y tampoco están presentes en las raíces adventicias de bulbos, cormos o rizomas. Sin embargo, se sabe que los pelos sirven para fijar las raíces primarias jóvenes a medida que penetran en el suelo y, asimismo, segregan gotas de líquido conforme envejecen. Ambos efectos, a través de sus consecuencias en la

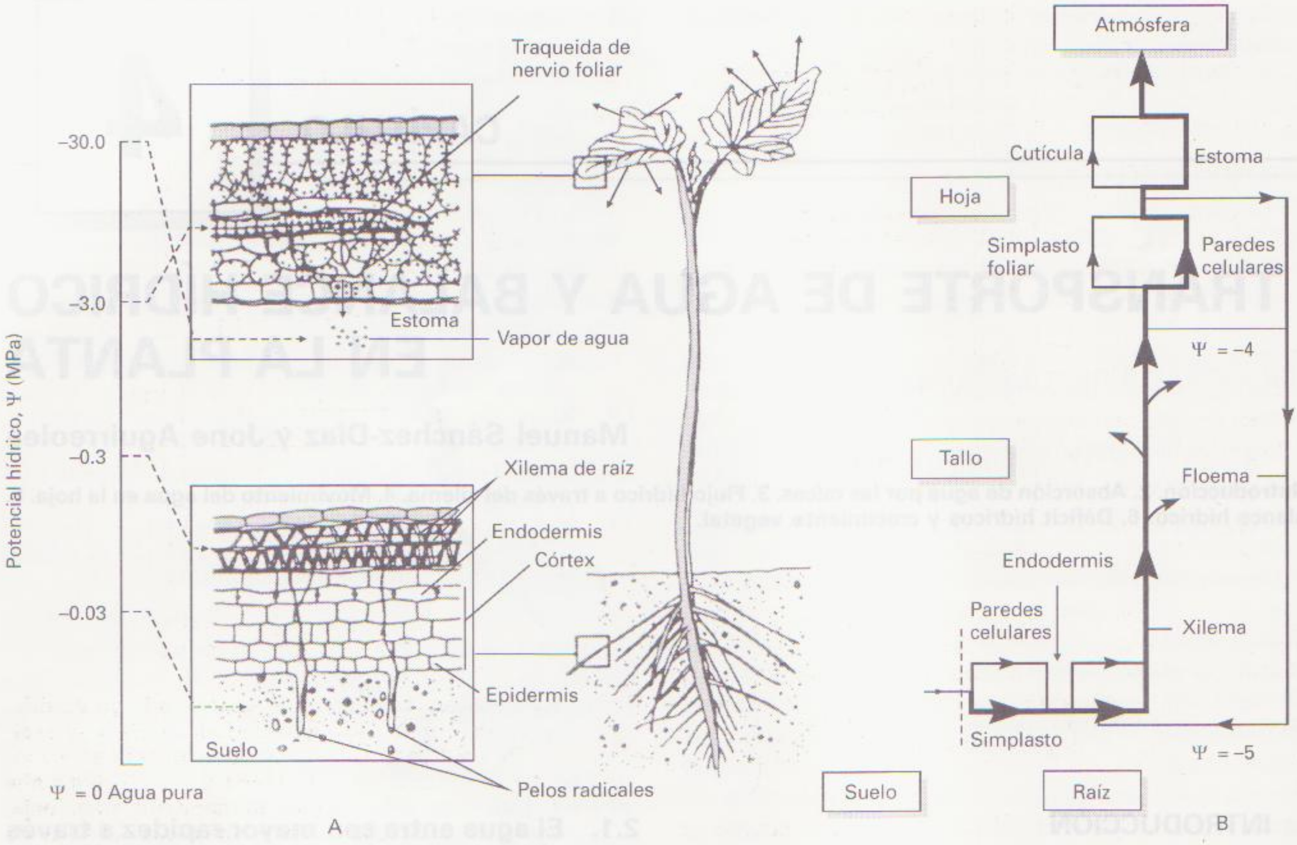


Figura 4-1. (A) Circulación del agua a través de la planta, desde las raíces a las hojas; en la escala de la izquierda se indican los potenciales hídricos aproximados en los diferentes puntos. (B) Rutas alternativas para el agua; la línea gruesa indica la vía más importante. También se muestra el transporte floemático (según Ridge, 1991). (Adap. de Azcón-Bieto y Talón, 1993.)

rizosfera, pueden influir indirectamente en la absorción de agua y nutrientes. En especies leñosas, la mayor parte del sistema radical consta de raíces viejas muy suberificadas. Probablemente, gran parte del agua absorbida por estas raíces penetrará a través de las numerosas fisuras que se originan en la peridermis y felodermis que rodea el tejido vascular secundario. Se ha observado que en raíces de *Pinus taeda L.* y *Liriodendron tulipifera L.*, a mitad del verano, aproximadamente un 33 % del conjunto de las raíces está suberificado. Dado que en esa época tiene lugar el máximo de transpiración, se deduce, que la mayor parte del agua entraría a través de las raíces suberificadas. Esto puede ser de especial significado para muchas plantas en invierno, o durante períodos de sequía, cuando existe escaso desarrollo de nuevas raíces y se halla limitado el crecimiento de las ya existentes.

2.2. El movimiento radial del agua en la raíz tiene lugar a través del apoplasto y del simplasto

El valor de Ψ_s de la solución del suelo rara vez es inferior a −0.1 MPa. Puesto que la transpiración genera fácilmente un valor de Ψ para el xilema radical de −0.5 MPa hasta −2 a −3 MPa en la hoja, el gradiente de potencial hídrico entre la disolución del suelo y los elementos xilemáticos puede ser muy acentuado. En consecuencia, el agua se moverá a través de la raíz en respuesta al gradiente de potencial.

El agua que entra en una raíz primaria ha de atravesar, primero, la epidermis e hipodermis (donde se encuentre presente) y una capa cortical parenquimática de 5 a 10 células de grosor, con numerosos espacios intercelulares llenos de aire. Seguidamente, pasa a la endodermis con la banda de Caspari y, una vez en su interior, se mueve a través de una capa de periciclo, de varias células de grosor, antes de alcanzar el tejido vascular (véase también Capítulo 7).

Teóricamente, existen tres vías anatómicamente diferentes a través de las cuales podría moverse el agua. En primer lugar, la ruta externa al citoplasma vivo, es decir, el continuo de paredes celulares externo a la membrana celular; esta vía se denomina **apoplasto**. El apoplasto de la raíz representa, aproximadamente, un 10 % del volumen de la misma y equivale al **espacio libre**. En segundo lugar, existe la posibilidad de que el agua atraviese la pared celular y el plasmalema, para entrar luego en el citoplasma. Posteriormente, se movería a lo largo del continuo citoplasmático a través de los **plasmodesmos** que conectan el citoplasma con las células adyacentes. Esta ruta, que representa la porción viva de la célula, se denomina vía del **simplasto**. Final-

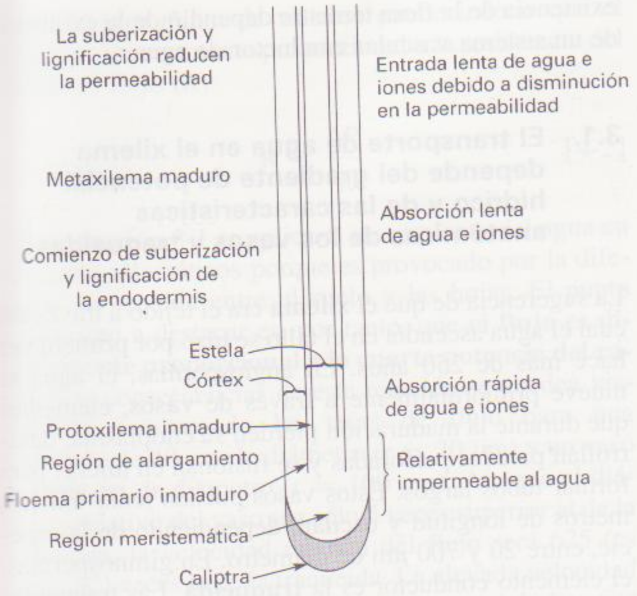

La suberización y lignificación reducen la permeabilidad
Entrada lenta de agua e iones debido a disminución en la permeabilidad
Metaxilema maduro
Absorción lenta de agua e iones
Comienzo de suberización y lignificación de la endodermis
Estela
Córtex
Absorción rápida de agua e iones
Protoxilema inmaduro
Región de alargamiento
Relativamente impermeable al agua
Floema primario inmaduro
Región meristemática
Caliptra

Figura 4-2. Localización de tejidos primarios en una raíz en crecimiento y absorción relativa a diferentes distancias del ápice. Las distancias del ápice a las que se presentan las diferentes fases de maduración dependen de la especie y tasa de crecimiento de la raíz (según Kramer, 1993). (Adaptado de Kramer y Boyer, 1995.)

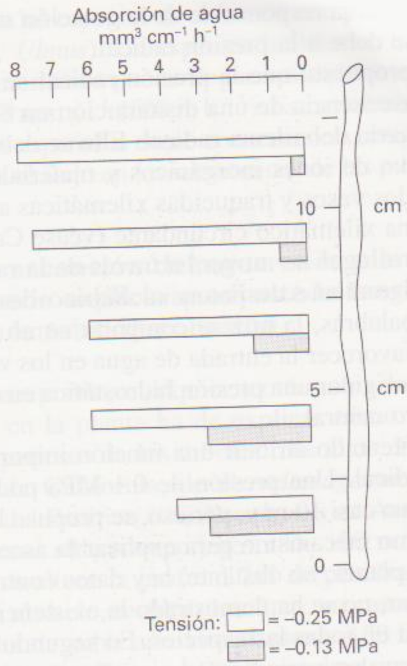


Figura 4-3. Absorción relativa de agua a lo largo de diferentes zonas de raíz de *Vicia faba* en función de la intensidad transpiratoria. La tensión xilemática medida a baja intensidad transpiratoria fue −0.13 MPa, y −0.25 MPa a alta intensidad transpiratoria. Cuando la transpiración es baja, la mayor absorción de agua se presenta cerca del ápice de la raíz. Cuando es alta, el aumento de tensión desvía la zona de absorción hacia regiones más basales (adaptado de Brouwer, 1965).

mente, existe la posibilidad de que el agua atraviese tanto el plasmalema como el tonoplasto, de tal manera, que la **vacuola** pasaría a ser una parte integral de la vía de transporte. La velocidad relativa del flujo a través de cada una de las posibles vías variará inversamente con el nivel de resistencia encontrado.

Tanto mediante ensayos experimentales, como con predicciones basadas en modelos matemáticos, se ha intentado demostrar la ruta del apoplasto o del simplasto-vacuola. Debido a que el agua fluye en la planta desde regiones con mayor a otras con menor potencial hídrico, existirá un considerable movimiento de agua entre cada uno de estos compartimentos hasta que los valores de potencial hídrico, en las diferentes partes del sistema, alcancen el equilibrio.

Si bien existen opiniones diversas con respecto al movimiento del agua a través del córtex, hay acuerdo sobre el hecho de que el movimiento del agua a través de la endodermis ha de ser a través de la ruta simplástica, ya que la **banda de Caspari**, impregnada de lignina y suberina, impide el movimiento del agua a través del apoplasto (Fig. 4-1). Además, en las células endodérmicas más viejas, la superficie de las paredes internas está recubierta por laminillas de suberina que pueden presentar también un engrosamiento generalizado. Existen poros en estas paredes engrosadas, a través de los cuales pasan los plasmodesmos para conectar el citoplasma endodérmico con el citoplasma del periciclo. El movimiento del agua a través de la vía simplástica en la endodermis contribuye significativamente a la resistencia de la raíz; la muerte de las raíces conduce a una reducción en la resistencia al movimiento de agua. Una vez que el agua ha atravesado la barrera endodérmica y el cilindro central, las resistencias encontradas serán comparables a las del córtex; el agua continuará desplazándose a través del cilindro central hasta que, finalmente, penetre en los vasos y traqueidas xilemáticos para moverse hacia la parte aérea.

2.3. Cuando la transpiración es muy baja, la absorción de agua a consecuencia de una absorción activa de iones en la raíz origina la presión de raíz

Si el tallo de una planta herbácea bien desarrollada se corta a ras del suelo, es frecuente que aparezca líquido xilemático en la superficie de corte. La exudación de dicho líquido, que puede persistir durante varias horas, indica la presencia de una presión positiva en el xilema. La magnitud de esta presión se puede medir adaptando un manómetro a la superficie de corte. A esta presión se le denomina **presión radical,** ya que las fuerzas que originan la exudación se originan en la raíz.

Igualmente, cuando una planta se desarrolla en condiciones de muy baja transpiración, con el sistema radical en un medio bien aireado, húmedo y caluroso, frecuentemente aparecerán gotitas de líquido en los ápices y márgenes de las hojas. Estas gotitas, a las que se les denomina gotas de **gutación**, salen a través de los hidatodos. La fuerza responsable de la gutación surge en las raíces y se debe a la presión radical.

Se ha propuesto que la presión radical se desarrolla como consecuencia de una disminución en el valor del Ψ_s de la savia del xilema radical. Ello se debe al transporte activo de iones inorgánicos y materiales orgánicos hacia los vasos y traqueidas xilemáticas a partir del parénquima xilemático circundante (véase Capítulo 7). Por tanto, el agua se moverá a través de la raíz en respuesta al gradiente de potencial hídrico desarrollado. En otras palabras, la raíz se comporta como un osmómetro, al favorecer la entrada de agua en los vasos xilemáticos y originar una presión hidrostática en el interior del cilindro central.

Se ha intentado atribuir una función importante a la presión radical. Una presión de 0.1 MPa podría hacer subir al agua casi 10 m y, por eso, se propuso la presión radical como mecanismo para explicar la ascensión del agua en la planta; no obstante, hay datos contrarios. En primer lugar, no se ha demostrado la existencia de presión radical en todas las especies. En segundo lugar, se presenta con una periodicidad circadiana, máxima durante la noche y mínima durante el día; además, suele ser estacional, alta durante la primavera y mínima o no detectable en el verano cuando la pérdida transpiratoria es mayor. Finalmente, se puede demostrar que en períodos de transpiración activa, las columnas de agua xilemática están sometidas a tensión y nunca presentan una presión positiva. Las raíces sometidas a frío, anaerobiosis o venenos metabólicos no presentan presión radical, probablemente porque en tales condiciones cesa el transporte de solutos al xilema. No obstante, si se corta el sistema radical, la transpiración no se afectará hasta pasado un tiempo considerable y podrá incluso, aumentar.

Se ha sugerido, por otra parte, que en el caso de que se haya presentado cavitación debido a una transpiración rápida, sequía, congelación o cualquier otra anomalía, la presión radical podría volver a funcionar y, por tanto, restablecería la continuidad de las columnas de agua en el xilema. Sin embargo, visto en su conjunto, es muy probable que la presión radical sea una consecuencia fortuita de la acumulación de iones en el xilema, sin ningún papel esencial en el equilibrio hídrico total de la planta.

3. FLUJO HÍDRICO A TRAVÉS DEL XILEMA

La supervivencia de las plantas terrestres depende de que una cantidad suficiente de agua sea absorbida por el sistema radical y ascienda a través del tallo y ramas, para reemplazar la pérdida por transpiración en las hojas. Además, el sistema a través del cual se mueve el agua ha de permitir una tasa de transporte relativamente rápida. La difusión del agua de una célula a otra, tal como se describió anteriormente (véase Fig. 2-8), es un proceso demasiado lento como para suministrar agua suficiente a la parte superior de la planta; en realidad, la existencia de la flora terrestre dependió de la evolución de un sistema vascular conductor de agua.

3.1. El transporte de agua en el xilema depende del gradiente de potencial hídrico y de las características anatómicas de los vasos y traqueidas

La sugerencia de que el **xilema** era el tejido a través del cual el agua ascendía en el tallo se hizo por primera vez hace más de 250 años. En angiospermas, el agua se mueve primordialmente a través de **vasos**, elementos que durante la maduración pierden su citoplasma, desarrollan paredes perforadas y se fusionan en hileras para formar tubos largos. Estos vasos pueden tener muchos metros de longitud y oscilan, dependiendo de la especie, entre 20 y 700 μm de diámetro. En gimnospermas, el elemento conductor es la **traqueida**. Las traqueidas son más cortas (<5 mm) y estrechas (<30 μm) que los vasos; poseen paredes terminales adelgazadas, que se superponen con las células contiguas, y punteaduras reforzadas, tanto en las paredes laterales como terminales, a través de las cuales fluye el agua. Las células de vasos y traqueidas pierden el citoplasma durante su maduración y poseen paredes celulares muy lignificadas y relativamente rígidas. Existen conexiones frecuentes entre las hileras adyacentes de células a través de punteaduras en las paredes laterales. Los vasos y las traqueidas se extienden hacia las raíces y hojas, donde se ramifican repetidamente.

Debido a que los vasos y traqueidas han perdido su citoplasma, la resistencia al flujo de agua en el xilema es baja. Si bien es conveniente considerar el xilema como un sistema de conductos, a través del cual se mueve el agua, debido a la presencia de numerosas paredes transversales perforadas, se trata más bien de tubos interrumpidos a intervalos frecuentes. Como se explicará posteriormente, estas paredes trasversales parecen ser, en determinadas circunstancias, esenciales para el funcionamiento continuado del sistema de transporte.

3.2. El transporte de agua en el xilema se produce por flujo masivo

El flujo masivo a través de los vasos xilemáticos (véase Capítulo 2, apartado 6.2), se puede analizar utilizando la ecuación de Hagen-Poiseuille, que demostró que cuando un fluido está sometido a presión en un capilar, el **flujo total por conducto** o **caudal**, q_v ($m^3 \cdot s^{-1}$), es función de la viscosidad del líquido, η (Pa · s), del gradiente de presión hidrostática, ΔP (Pa), del radio del capilar, r(m), y de la longitud del mismo, l (m):

$$q_v = \frac{\pi\ r^4}{8\ \eta\ l}\ \Delta P \qquad [4\text{-}1]$$

Desde otro punto de vista se puede indicar que el caudal es inversamente proporcional a la resistencia del capilar al flujo (R):

$$R = \frac{\Delta P}{q_v} \qquad [4\text{-}2]$$

La ecuación 3-1 se aplica al movimiento del agua en los vasos xilemáticos porque es provocado por la diferencia de tensión entre el suelo y las hojas. El punto importante a destacar es, por tanto, que **el flujo es directamente proporcional a la cuarta potencia del radio**. Las consecuencias de esta relación se pueden vislumbrar comparando las tasas de flujo para una traqueida de 40 μm de diámetro ($r = 20\ \mu m$) y un vaso de 200 μm de diámetro ($r = 100\ \mu m$). Aunque el diámetro relativo del vaso sea sólo 5 veces superior al de la traqueida, la velocidad relativa del flujo será 625 (es decir, 5^4) veces la de la traqueida. La elevada velocidad del flujo en los vasos mayores se presenta debido a que la velocidad del flujo de agua no es uniforme en toda la sección del conducto. La velocidad del flujo de las moléculas situadas en la proximidad de la pared del conducto se reduce por fricción, debido a fuerzas de adhesión entre el agua y la pared del conducto. A medida que aumenta el diámetro del conducto, la proporción de moléculas en la proximidad de la pared y, por tanto, sujetas a fuerzas de fricción disminuirá. Dicho de otra manera, las moléculas que se mueven más rápidamente en el centro del conducto constituyen la mayor proporción del conjunto, aumentando así la velocidad total del flujo.

Se ha encontrado coincidencia con la ley de Hagen-Poiseuille en el caso de la vid, que posee vasos xilemáticos grandes y abiertos. Especies como el roble, que poseen poros en forma de anillo, dan también valores próximos a los teóricos, mientras que especies con poros difusos, tales como el haya, dan valores considerablemente inferiores a los previstos.

Se ha desarrollado una serie de **métodos de cuantificación del flujo xilemático**. La forma más directa es medir la cantidad total de agua que pasa a través del tallo, entre el sistema radical y la parte superior de la planta. Las medidas en plantas intactas fueron realizadas por primera vez por Huber y Schmidt (1932), quienes diseñaron el «método del pulso calorífico», que mide la velocidad del flujo de agua en el xilema. Para calcular la cantidad total de agua, ha de conocerse el área conductora real, lo cual generalmente es imposible, puesto que no se conoce qué vasos participan en el transporte. Para superar esta limitación, se puede utilizar la técnica del flujo en masa de equilibrio estable, basada en la capacidad calorífica específica del agua, existiendo dos métodos principales de medida: el de calentamiento continuo y el de equilibrio calorífico. Las velocidades máximas del flujo observadas en tallos de diferentes árboles oscilan desde 0.3-0.8 mm s^{-1} en coníferas y 0.2 - 1.7 mm s^{-1} en especies de duramen con poro difuso (*Populus, Acer*) hasta valores de 1.1-12.1 mm s^{-1} en las especies de duramen con poros en anillos (*Fraxinus, Ulmus*). En especies herbáceas, la corriente de agua xilemática puede llegar a alcanzar velocidades de hasta 28 mm s^{-1} (100 m h^{-1}). Estos valores son inferiores a los esperados como consecuencia, en parte, de la resistencia al flujo en las membranas de las punteaduras.

3.3. La ascensión del agua en la planta se puede explicar mediante la teoría de la tensión-cohesión

Para ser aceptable, cualquier teoría sobre la ascensión del agua en la planta ha de explicar cómo llega a las partes superiores de los árboles más altos. Especies de *Sequoia* de California, de *Pseudotsuga menziesii* del noroeste del Pacífico o de *Eucalyptus* en Australia pueden alcanzar alturas superiores a los 100 m. Cuando se añade a su altura la profundidad de penetración de las raíces en el suelo, resulta claro que, en casos extremos, el agua ha de subir aproximadamente 120 m.

Si bien en los últimos 100 años se han propuesto muchos mecanismos para explicar la ascensión de la savia, actualmente se acepta la **teoría de la tensión-cohesión de agua**. Cuando el agua se halla confinada en tubos con diámetro estrecho y paredes humedecibles (tales como los vasos y traqueidas xilemáticas), al aplicar un tirón desde la parte superior, la tensión se transmitirá a través de la columna de agua sin que se pierda el contacto con la pared del tubo (fuerzas de adhesión). En otras palabras, en el interior de tales tubos, las columnas de agua se comportan como si todas las moléculas estuviesen conectadas, y una tensión aplicada a cualquier parte de la columna se transmite a través de la misma. Si se aplica una tensión (presión negativa) a un extremo de tal columna, el agua se moverá hacia la fuente de la tensión.

Los vasos y traqueidas encierran columnas de agua continuas, en forma de hilos frecuentemente entrelazados, que se extienden desde los nervios foliares hasta el xilema de las raíces más pequeñas. **La transpiración crea un gradiente de potencial hídrico** a través del mesófilo foliar, que provoca que el agua desaparezca en los extremos de los nervios foliares. La pérdida de agua a ese nivel crea una tensión en las columnas del xilema, cuya magnitud depende de la intensidad transpiratoria. El fluido xilemático es una solución muy diluida de sales y su potencial osmótico no es inferior a −0.1 ó −0.2 MPa; de esta manera, el potencial hídrico en el xilema reflejará, esencialmente, la tensión existente. Por tanto, la reducción en el potencial hídrico a nivel de la superficie transpirante foliar será transmitida a través del xilema hasta las raíces, donde provocará que el agua fluya desde el suelo hacia el interior (véase apartado 2.2), variando la velocidad de absorción con el nivel de tensión desarrollado. En tales condiciones, se creará un **flujo en masa continuo** desde el suelo, vía raíces, tallos y hojas, hasta la atmósfera exterior (Fig. 4-1).

INSTITUTO PROFESIONAL DuocUC
BIBLIOTECA SEDE VALPARAISO

En condiciones ideales, una columna de agua podría soportar, sin romperse, una tensión de −100 a −200 MPa. En el xilema, tales condiciones ideales no existen pero, para tubos similares en diámetro y composición a los vasos y traqueidas, se han aplicado tensiones de hasta −35 MPa antes de que se presente rotura en la columna. La columna será tanto menos estable cuanto mayor sea su diámetro y cuando la tensión se hace excesiva, se presentará **cavitación** con formación de burbujas de aire (véase apartado 3.4). Se ha calculado que para que suba el agua en árboles bajo condiciones de máxima transpiración, se necesita una tensión comprendida entre −0.015 y −0.02 MPa por metro de altura. Este valor representa la tensión necesaria para contrarrestar el efecto hidrostático de la gravedad, así como para superar la resistencia al flujo en el interior de los estrechos conductos xilemáticos. Por tanto, en los árboles más altos (< 120 m), una tensión de −2.4 MPa (-0.02×120) sería suficiente para subir el agua desde el suelo a la copa. En especies herbáceas, son frecuentes valores de potencial hídrico de −0.5 a −1.0 MPa, y en árboles de tamaño moderado, valores de −2.0 a −3.0 MPa en condiciones de elevada transpiración. En algunas especies desérticas, se han medido valores de potencial hídrico foliar de −10 MPa e inferiores. A medida que aumenta la tensión xilemática, los tejidos superficiales pierden agua y el diámetro del tallo disminuye. Por la noche, cuando los estomas se cierran y la pérdida transpiratoria es baja, a medida que van desapareciendo las tensiones, el tallo vuelve a su diámetro original. Queda claro, por tanto, que las fuerzas necesarias para el transporte de agua son compatibles con la arquitectura del sistema vascular, y las hojas pueden continuar funcionando a tensiones superiores a las que se necesitan para satisfacer las demandas transpiratorias de, incluso, las especies forestales más altas.

Debido a que todo el agua de una planta está conectada, las fuerzas cohesivas en el xilema son operativas, tanto lateral como verticalmente. Por tanto, si algunos de los elementos xilemáticos se llegasen a bloquear mediante burbujas de aire (véase cavitación y embolia), (apartado 3.4), o si la continuidad vertical de las columnas de agua se interrumpiese mediante un corte profundo, el agua se movería lateralmente alrededor del obstáculo y continuaría a través de los elementos xilemáticos no lesionados.

3.4. Las columnas de agua en el xilema se hacen muy inestables a medida que aumenta la tensión, pudiéndose originar pequeñas burbujas de aire (cavitación) que se fusionan y originan burbujas mayores que provocan obstrucción (embolia)

A pesar de la fuerza de cohesión, el agua del xilema se puede romper **(cavitar)** bajo las tensiones extremas que se presentan en la naturaleza. Una vez iniciada la formación de burbujas, éstas se extienden rápidamente formando una **embolia** en el interior del vaso o traqueida, que se detiene en las membranas de las punteaduras. El xilema, sin embargo, minimiza los efectos de la embolia; por una parte, las punteaduras actúan como válvulas complicadas que se cierran cuando la presión aumenta en uno de los vasos y, por otra parte, el agua puede moverse lateralmente a través de las punteaduras, evitando el conducto bloqueado (Fig. 4-4). A menos que la lesión sea repentina y muy extensa, no se afectará la cantidad total de agua transportada. En muchas especies herbáceas, la interconexión entre los elementos individuales del tejido vascular puede ser tan extensa que la oclusión de una parte del mismo no tendrá, prácticamente, efecto sobre el movimiento total del agua. Sin embargo, la entrada de aire puede actuar como un estímulo para la formación de tilosas, bloqueándose de esta forma el interior de los vasos xilemáticos. Esto provoca la pérdida irreversible de la función xilemática en el leño más viejo.

En árboles viejos, una porción considerable del xilema puede no ser funcional debido a embolias o depósito de materiales que interrumpen la continuidad de la columna de agua. Se ha demostrado que, en algunas especies de árboles canadienses, hasta un 40 % del volumen del tronco puede estar ocupado por gases pero, afortunadamente, hay un gran **exceso de xilema** en relación con la cantidad de agua que se transporta. En especies de árboles con poros en forma de anillos, casi todo el transporte de agua se halla confinado al anillo anual más externo (el más joven) del xilema secundario, mientras que en especies de coníferas de poro difuso, varios de los anillos anuales más externos pueden participar en el transporte de agua.

Hasta mediados de los años setenta se suponía que la cavitación era relativamente rara y que no afectaba seriamente al flujo de agua en el xilema. No obstante, las ideas empezaron a cambiar cuando se aplicó a plantas enteras un método de detección de fenómenos de cavitación. Este **método de detección acústica** depende del hecho de que una liberación brusca de la presión durante la cavitación hace que vibren las paredes celulares, produciendo un «chasquido» audible que se puede detectar con un micrófono y un equipo de amplificación apropiado. El uso de detectores ultrasónicos sensibles en la región de 0.1-1.0 MHz mejora el método de detección, ya que la falta de ruido ambiental en esa gama de frecuencia facilita su utilización en campo. Para que esta técnica posea valor como indicadora de disfunción xilemática, es necesario demostrar que los fenómenos que se detectan se presentan en los elementos xilemáticos más importantes, en lugar de en fibras o traqueidas pequeñas. Esto no se ha demostrado aún suficientemente y existen datos de que muchos fenómenos acústicos se originan, frecuentemente, en elementos no conductores. Debido a las dificultades que existen con la detección acústica como indicador de la embolia xilemática, es más seguro utilizar la pérdida de **conductividad hidráulica** como una medida básica de embolismo.

3.5. La cavitación y las embolias son frecuentes en condiciones de estrés hídrico, congelación e infección por algunos patógenos

Parece ser que los factores responsables de la cavitación son fundamentalmente:

a) *El* **déficit hídrico** asociado a tasas elevadas de transpiración y altas tensiones xilemáticas, especialmente en hojas y ramas pequeñas. Aparentemente, diminutas burbujas de aire se filtran a través de las finas membranas de las punteaduras que separan un conducto embolizado del contiguo. Las burbujas actúan como origen o núcleos de una ulterior cavitación y cuanto más grandes sean los poros, más probable es la formación de burbujas. El tamaño de los poros se relaciona con el diámetro de los vasos o traqueidas, de tal manera que, aunque el flujo de agua es más fácil y rápido a través de conductos anchos, existe, sin embargo, mayor riesgo de cavitación. El desarrollo de déficit hídricos durante el día es la causa principal de embolia durante la época de crecimiento de la planta.

b) *La* **congelación** del xilema en el invierno conduce, cuando más adelante se presenta la descongelación, a la formación de numerosas burbujas de aire, con lo que se extiende la embolia.

c) Existe también un tercer factor, posiblemente de cierta importancia. Se ha observado que la embolia inducida por el patógeno es la causa más importante de la disfunción provocada en el xilema por el hongo causante de la grafiosis (*Ceratocystis ulmi*), que ha devastado la mayoría de los olmos en Europa y Norteamérica. Esto podría ser también cierto en el caso de otros patógenos que ocasionan marchitamiento rápido. El motivo de que los **patógenos** provoquen embolia no está aún claro, pero una sugerencia interesante es que al liberar en la savia del xilema compuestos tales como el ácido oxálico, disminuye la tensión superficial. Esto facilitaría la aparición de núcleos de aire a nivel de las membranas de las punteaduras.

3.6. Las embolias se pueden eliminar por presión positiva en el xilema debida a la presión de raíz

El aire en una embolia vuelve de nuevo a la solución cuando la presión en el xilema sube hasta alcanzar la presión atmosférica o ligeramente por debajo. Con frecuencia, esto ocurre por la noche en las plantas herbáceas, debido al fenómeno denominado **presión de raíz o radical** (véase apartado 2.3). Durante la noche los poros estomáticos se cierran y, en gran medida, la transpiración se detiene pero, en las raíces, continúa la absorción activa de iones y el flujo osmótico de agua hacia el interior. Los iones acumulados difunden hacia la

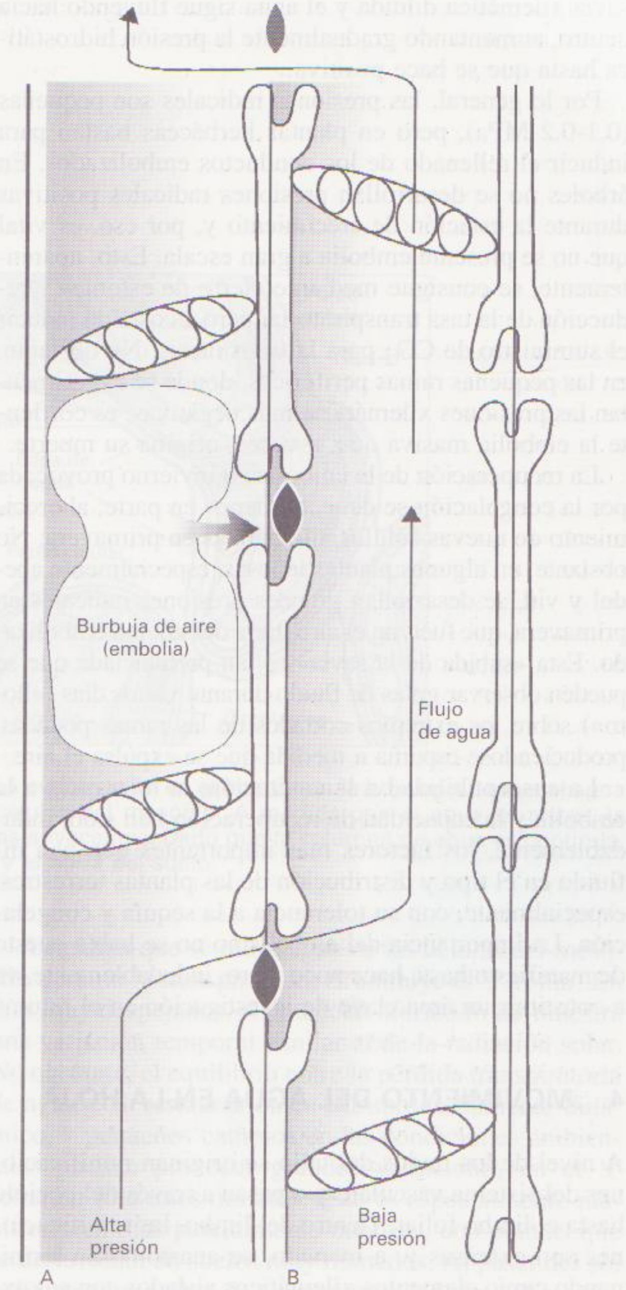


Figura 4-4. Embolismo: burbujas de aire que se originan en el xilema y se presentan en los elementos vasculares o traqueidas. (A) La diferencia de presión que se origina a partir de una embolia causa el sellado del toro de las punteaduras circundantes. (B) La tensión superficial impide que la burbuja atraviese las perforaciones. El agua continúa fluyendo rodeando el elemento bloqueado.

INSTITUTO PROFESIONAL DuocUC
BIBLIOTECA SEDE VALPARAISO

savia xilemática diluida y el agua sigue fluyendo hacia dentro, aumentando gradualmente la presión hidrostática hasta que se hace positiva.

Por lo general, las presiones radicales son pequeñas (0.1-0.2 MPa), pero en plantas herbáceas bastan para inducir el rellenado de los conductos embolizados. En árboles no se desarrollan presiones radicales positivas durante la estación de crecimiento y, por eso, es vital que no se presente embolia a gran escala. Esto, aparentemente, se consigue mediante cierre de estomas y reducción de la tasa transpiratoria, pero a costa de reducir el suministro de CO_2 para la fotosíntesis. No obstante, en las pequeñas ramas periféricas, donde se experimentan las presiones xilemáticas más negativas, es corriente la embolia masiva que, a veces, origina su muerte.

La recuperación de la embolia en invierno provocada por la congelación se debe, al menos en parte, al crecimiento de nuevas células xilemáticas en primavera. No obstante, en algunas plantas leñosas, especialmente abedul y vid, se desarrollan grandes presiones radicales en primavera, que fuerzan el aire fuera del xilema embolizado. Esta «subida de la savia» es tan pronunciada que se pueden observar gotas de fluido durante varios días («lloro») sobre los extremos cortados de las ramas podadas, produciéndose espuma a medida que se expulsa el aire.

La susceptibilidad a la cavitación, la tolerancia a la embolia y la capacidad de recuperación han sido, indudablemente, los factores más importantes que han influido en el tipo y distribución de las plantas terrestres, especialmente, con su tolerancia a la sequía y congelación. La importancia del embolismo no se había puesto de manifiesto hasta hace poco, pero, indudablemente, va a constituir un área clave de investigación en el futuro.

4. MOVIMIENTO DEL AGUA EN LA HOJA

A nivel de los nudos del tallo se originan ramificaciones del sistema vascular, que pasan a través del peciolo hasta el limbo foliar. Dentro del limbo, las ramificaciones son extensas y, a menudo, se anastomosan terminando como elementos xilemáticos aislados con sus extremos abiertos, en tal número que ninguna célula de la hoja se encuentra a más de dos o tres células de distancia de los nervios. Es precisamente a través de esta intrincada y extensa red de elementos xilemáticos como el agua y los nutrientes minerales se mueven en la hoja.

Las paredes celulares están compuestas de celulosa y otras macromoléculas (véase Capítulo 1). Debido a sus propiedades y a su organización estructural, estas moléculas, muy hidrófilas, confieren a las paredes celulares un potencial matricial muy negativo. Las moléculas de agua transpiradas por la hoja se liberan previamente en la atmósfera foliar, mediante evaporación a nivel de los espacios microcapilares en el interior de las paredes celulares. La reducción del contenido hídrico de estas paredes por debajo del nivel de saturación disminuye su potencial hídrico; por tanto, el agua fluye hacia estas paredes celulares a partir de las células adyacentes ($\Psi = \Psi_s + \Psi_P + \Psi_m$; en la pared celular $\Psi_P = 0$ y $\Psi_s = > -0.1$ MPa; por consiguiente, el valor de Ψ vendrá dado por el valor de Ψ_m). Se establece así un **gradiente de potencial hídrico** a través del mesófilo, de manera que las células que bordean los espacios intercelulares poseen un potencial más bajo que las más alejadas. El agua se moverá a lo largo de este gradiente hasta que, finalmente, el agua perdida por transpiración sea reemplazada por agua procedente de las superficies de agua libre en los terminales de los nervios. La pérdida de agua en los elementos xilemáticos origina una tensión en las columnas de agua del xilema que se puede transmitir hasta las raíces (Figs. 4-1 y 4-5).

5. BALANCE HÍDRICO

El uso de términos tales como **balance hídrico** y **economía del agua** destaca que las relaciones hídricas en las plantas se pueden considerar bajo el prisma de un presupuesto en el cual el balance o estado hídrico (Capítulo 2) viene controlado por las intensidades relativas de absorción y pérdida de agua.

El balance hídrico se puede calcular a partir de las determinaciones cuantitativas de la absorción de agua y de la transpiración. No obstante, las medidas necesarias son aún inexactas y difíciles de obtener, especialmente en condiciones de campo. Por tanto, es frecuente hacer una **estimación indirecta** del balance hídrico a través de su efecto en el contenido hídrico (mejor, contenido hídrico relativo) o potencial hídrico de la planta. Un balance negativo siempre se manifestará por una disminución de la turgencia y el potencial hídrico de los tejidos. El estado hídrico de las plantas puede ser muy variable en una escala temporal que vaya de minutos a meses. De hecho, en muchas especies arbóreas es frecuente que se presenten grandes variaciones estacionales en el contenido de los troncos.

Según el hábitat y las características funcionales de la planta, es posible distinguir dos tipos diferentes de balance hídrico: plantas hidroestables y plantas hidrolábiles. Las **plantas hidroestables** son aquellas que mantienen un contenido hídrico favorable, variando muy poco su balance hídrico durante el día. Pertenecen a este grupo especies acuáticas, suculentas, plantas de sombra (esciófitas o esciófilas), algunas gramíneas y árboles de regiones húmedas. Sus estomas responden con gran sensibilidad a la falta de agua, y los sistemas radicales son, en general, extensos y eficientes. Las fluctuaciones diarias y estacionales en el potencial osmótico y en el potencial hídrico son reducidas.

Las **plantas hidrolábiles** toleran la pérdida de grandes cantidades de agua con el consiguiente aumento en la concentración del jugo celular. Muchas especies herbáceas de hábitats soleados (heliófitas o heliófilas), gramíneas esteparias, así como muchas leñosas, especialmente especies colonizadoras, son hidrolábiles y todas

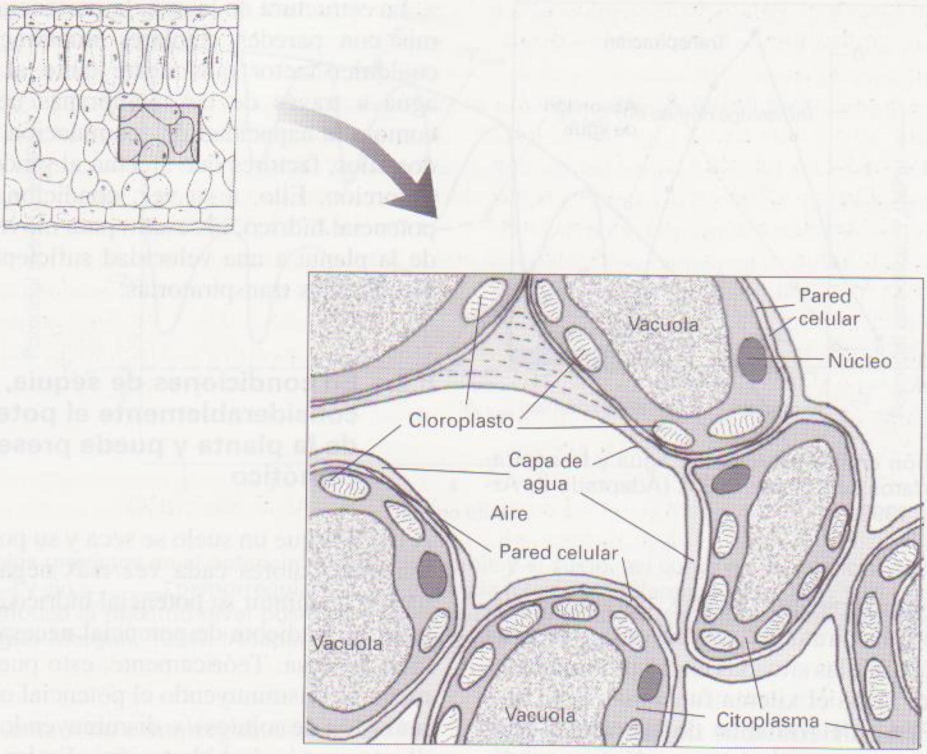


Figura 4-5. Tensión (presión negativa) en la columna de agua. La evaporación en el interior de la hoja origina que el agua se retraiga en el interior de los espacios existentes entre las células del mesófilo. A medida que el agua se retrae, la tensión superficial resultante tira del agua existente en las células adyacentes. Dado que la columna de agua es continua, la tensión es transmitida a través de la misma hacia las raíces y el agua del suelo.

las plantas poiquilohídricas (véase apartado 6.2.2) lo son en grado extremo. Tales plantas pueden tolerar grandes fluctuaciones en el potencial hídrico así como la marchitez temporal. La recuperación de estas situaciones adversas es rápida, gracias a su elevada relación raíz/parte aérea y a la eficacia de los sistemas de transporte de agua.

5.1. En plantas con buena disponibilidad de agua en el suelo, conforme aumenta la transpiración durante el día, el potencial hídrico puede disminuir debido al retraso en la absorción

Diariamente, los estomas de plantas bien regadas se abren poco después del amanecer y el aumento de la demanda evaporativa crea los gradientes de concentración de vapor de agua necesarios para que tenga lugar la transpiración (véase Capítulo 3).

Ordinariamente, a medida que aumenta la transpiración, la pérdida de agua excede la absorción (Fig. 4-6). Ello es debido a que existe una resistencia considerable al flujo de agua desde el suelo al xilema radical y, por otra parte, a que hay un volumen apreciable de agua fácilmente disponible en las células parenquimáticas turgentes de la hoja y del tallo que abastecen la demanda transpiratoria.

A medida que se retira agua de las células del mesófilo durante la transpiración, disminuye el Ψ foliar. En días muy despejados, el potencial hídrico foliar muestra una variación temporal similar al de la radiación solar. No obstante, el equilibrio entre la pérdida transpiratoria de agua y su restauración es extraordinariamente dinámico, y pequeños cambios en las condiciones ambientales pueden provocar grandes variaciones en el Ψ foliar en sólo unos minutos. Esto es especialmente manifiesto en días parcialmente nubosos, con plantas que se desarrollan en suelos muy húmedos. Al pasar del sol radiante a la sombra, la temperatura de la hoja disminuye rápidamente debido al enfriamiento convectivo y transpiratorio, reduciéndose, por tanto, el gradiente de concentración de vapor de agua entre la hoja y el aire (ecuación 3-2). La recuperación al anochecer del potencial hídrico foliar en plantas bien regadas sigue la reducción en la radiación solar, pero el Ψ foliar puede presentar un comportamiento ligeramente diferente al de la mañana debido a los mayores déficit de presión de vapor, característicos del anochecer.

Por lo general, la resistencia al flujo de agua es menor entre las células parenquimáticas y las superficies evaporantes que a nivel de la absorción en las raíces. Por tanto, la causa del retraso en la absorción, en condiciones de buena disponibilidad de agua, es la resistencia elevada en las membranas de las células radicales. En el caso de los árboles, una consecuencia del retraso

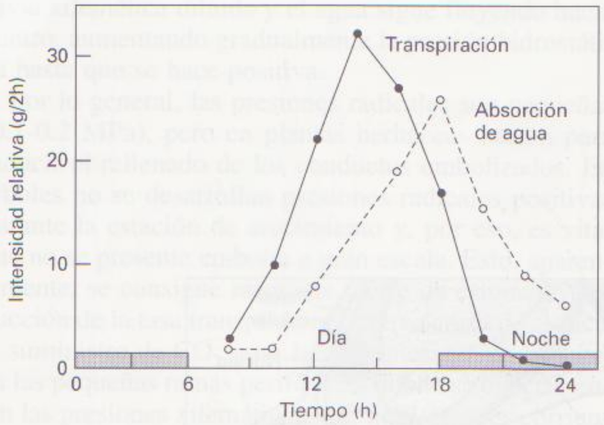


Figura 4-6. Relación entre absorción de agua y transpiración en el fresno (datos de Kramer, 1937). (Adaptado de Azcón-Bieto y Talón, 1993.)

entre absorción y transpiración es que, durante el día, cuando las tasas transpiratorias son elevadas, el agua tiende a salir de las células situadas en las proximidades de la vía principal hacia el xilema funcional. Esto provoca una reducción en el volumen de las células «donantes», y los troncos se pueden encoger durante el día e hinchar durante la noche a medida que las células se rehidratan.

Bajo ciertas condiciones ambientales, el retraso en la absorción se hace tan acentuado que las plantas se marchitan, incluso teniendo agua en el suelo. Es el caso, por ejemplo, de la **temperatura baja del suelo**, su efecto más importante es el aumento de la resistencia hidráulica de las membranas celulares en las raíces. La existencia de frío en la raíz, combinada con temperaturas foliares elevadas, vientos fuertes y aire seco (factores que estimulan la transpiración) suelen matar a la planta por desecación. El peligro es grande en ambientes alpinos, si bien las plantas procedentes de ambientes cálidos y tropicales son muy susceptibles a esta forma de lesión.

Una **escasa aireación del suelo**, especialmente cuando se combina con condiciones que favorecen la transpiración, también puede provocar lesión por desecación. La falta de oxígeno conlleva respiración anaeróbica en las raíces y reduce el suministro de ATP. Los productos finales de este proceso, así como la presencia de otros iones tóxicos en el ambiente reductor que rodea la raíz, tienden a lesionar las células radicales y aumentan su resistencia hidráulica. Además, la limitación de ATP restringe la capacidad de las raíces para absorber activamente iones y mantener el bajo potencial hídrico que es necesario para incorporar agua del suelo. Por tanto, una de las consecuencias de los suelos inundados es la desecación. En las plantas adaptadas a la inundación, el oxígeno puede difundir desde las partes aéreas a las raíces, a través de espacios aéreos gigantes interconectados (aerénquima), de tal manera que las raíces permanecen oxigenadas incluso en suelos totalmente anaerobios.

La estructura de la raíz, la presencia de una endodermis con paredes celulares impermeables, así como cualquier factor que afecte tanto al movimiento del agua a través de las membranas celulares radicales como a la capacidad de acumulación de iones son, todos ellos, factores que afectan al grado de retraso en la absorción. Ello, a su vez, condiciona el gradiente de potencial hídrico, necesario para mover el agua a través de la planta a una velocidad suficiente para satisfacer las pérdidas transpiratorias.

5.2. En condiciones de sequía, disminuye considerablemente el potencial hídrico de la planta y puede presentarse ajuste osmótico

A medida que un suelo se seca y su potencial hídrico va tomando valores cada vez más negativos, las plantas han de disminuir su potencial hídrico con el fin de mantener el gradiente de potencial necesario para la absorción de agua. Teóricamente, esto puede ocurrir de dos maneras: disminuyendo el potencial osmótico (por acumulación de solutos), o disminuyendo la turgencia (mediante simple deshidratación). En los suelos sometidos a sequía, el mecanismo más importante es la disminución del potencial osmótico, bien mediante una estimulación de la acumulación de iones inorgánicos, o bien mediante un aumento en los niveles de solutos orgánicos. Tal **ajuste osmótico** u **osmorregulación** puede impedir la pérdida de turgencia de la raíz.

El potencial hídrico de la planta experimenta una oscilación más o menos típica, con valores más elevados al amanecer y al anochecer y menores al mediodía, cuando es máximo el desequilibrio entre transpiración y absorción. La amplitud de esta tendencia aumenta con el grado de sequía en el suelo. Existe por tanto, durante el día, un **déficit hídrico** provocado por transpiración, resistencia elevada en las raíces y lesión en el xilema por embolia y cavitación. Por la noche, cuando cesa la transpiración, los déficit hídricos diurnos se eliminan gradualmente y, con el tiempo, el potencial hídrico de la planta alcanza un cierto equilibrio con el potencial hídrico del suelo (Fig. 4-7).

Cuando las altas tasas de transpiración acentúan el gradiente de potencial hídrico en la planta, disminuye el potencial hídrico de la raíz y, finalmente, la turgencia. En esta situación se puede presentar encogimiento de la raíz, lo cual provoca no sólo una reducción en el crecimiento de la misma sino, también, la pérdida de contacto con las partículas de suelo. En estas condiciones, la absorción se hace cada vez más difícil debido a un aumento en la **resistencia hidráulica del suelo**.

Cuando el potencial hídrico del suelo desciende por debajo de un nivel crítico, cesa la absorción y la planta muere. El efecto en las plantas de estos ciclos diarios de potenciales hídricos bajos depende no sólo del grado de recuperación del xilema y de la cavitación, sino, tam-

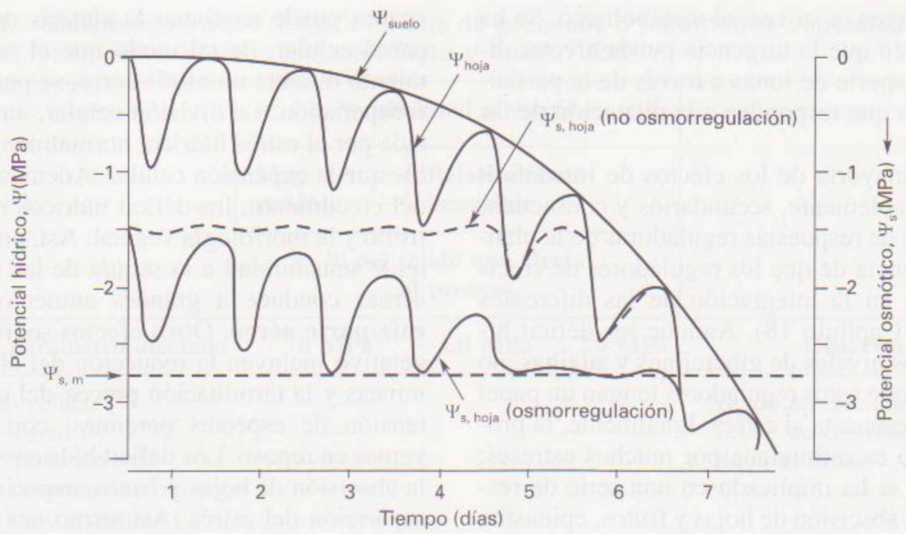


Figura 4-7. Cambios previstos en el potencial hídrico de la hoja y el suelo, así como en el potencial osmótico de una hoja ($\Psi_{s.hoja}$) con (——) y sin (– – –) osmorregulación. La turgencia foliar es la diferencia entre Ψ_{hoja} y $\Psi_{s.hoja}$. El parámetro $\Psi_{s,m}$ es el potencial osmótico al máximo nivel posible de acumulación de solutos (concentraciones más elevadas provocarían lesión celular) (según Morgan, 1984). (Adaptado de Azcón-Bieto y Talón, 1993.)

bién, de si se presenta o no osmorregulación en las hojas. Si ésta no tiene lugar, inevitablemente la caída del potencial hídrico foliar provocará una disminución de la turgencia, que desencadenará el cierre estomático y la reducción de la expansión celular. Dicho comportamiento se ilustra mediante la línea central discontinua en la Figura 4-7, siendo la turgencia foliar la distancia entre esta línea y la del potencial hídrico foliar. La línea continua inferior muestra lo que sucede cuando hay osmorregulación: la turgencia foliar se mantiene constante hasta el día 4 ó 5 de sequía edáfica y la marchitez no se presenta hasta el día 7.

En condiciones de campo, el déficit de presión de vapor de la atmósfera puede llegar a desempeñar un papel más importante que el contenido hídrico del suelo en la determinación del estado hídrico de la planta. Asimismo, otro factor relevante es la extensión del sistema radical, al condicionar la capacidad de absorción de agua por parte de la planta.

6. DÉFICIT HÍDRICOS Y CRECIMIENTO VEGETAL

El déficit hídrico es el factor más importante que causa la reducción en el crecimiento de la planta (véase también Capítulo 30). A menudo, en días calurosos y soleados, se presentan déficit hídricos transitorios al mediodía debido a que, temporalmente, la pérdida de agua excede la absorción. Por el contrario, los deficit hídricos permanentes a largo plazo son provocados por una disminución en la disponibilidad de agua en el suelo (véase apartado 5). Los déficit hídricos afectan prácticamente a todos los aspectos del desarrollo de la planta.

6.1. Los déficit hídricos tienen efectos químicos e hidráulicos y afectan a la mayoría de los procesos fisiológicos y bioquímicos de la planta

a) Efectos químicos e hidráulicos de los déficit hídricos

La pérdida de agua en un tejido vegetal tiene los siguientes efectos que pueden influir en el metabolismo de la planta:

- Reducción del potencial hídrico o la actividad del agua celular.
- Disminución de la presión turgente.
- Concentración de moléculas, a medida que disminuye el volumen celular con la reducción de la turgencia.
- Alteración de relaciones espaciales en el plasmalema, tonoplasto y membranas de orgánulos, debido a los cambios de volumen.
- Cambio en la estructura o configuración de las macromoléculas como consecuencia de la eliminación del agua de hidratación o modificación de la estructura de esa agua.

No obstante, resulta difícil entender cómo los posibles efectos de estrés suaves sobre la actividad hídrica, estructura macromolecular o concentración de moléculas en el citoplasma, pueden ser los sensores primarios del estrés. El sensor, en teoría, respondería a la presión de turgencia o tamaño celular. Al menos en células en crecimiento, los pequeños cambios de turgencia pueden reducir la expansión celular, con el consiguiente aumento de materiales de pared no utilizados u otras sustancias que afecten, a su vez, al metabolismo. Se ha demostrado también que la turgencia puede afectar directamente al transporte de iones a través de la participación de sensores que responden a la dilatación de las membranas.

Así y todo, la mayoría de los efectos de los déficit hídricos son, probablemente, secundarios y consecuencia de la actuación de respuestas reguladoras de la planta. Se tiene constancia de que los reguladores de crecimiento participan en la integración de las diferentes respuestas (véase Capítulo 18). Aunque los déficit hídricos afectan a los niveles de giberelinas y auxinas, no se ha demostrado que estos reguladores tengan un papel importante en la respuesta al estrés. Igualmente, la producción de etileno es estimulada por muchos estreses; esta estimulación se ha implicado en una serie de respuestas, como son abscisión de hojas y frutos, epinastia, cierre estomático y disminución de la asimilación (véase Capítulo 22). La reducción en el suministro de citoquininas a consecuencia de la sequía se ha relacionado con respuestas tales como senescencia foliar y cierre estomático (véase Capítulo 21). Sin embargo, es el ácido abscísico (ABA) el que desempeña, a veces en conjunción con iones Ca^{2+}, el papel más importante en la integración de las respuestas de la planta, tanto al estrés hídrico, como a un amplio espectro de otros estreses ambientales, como la salinidad y temperaturas elevadas. De hecho, la participación del ABA en el cierre estomático en respuesta a la sequía ya se ha indicado en el apartado 2.2.2 del Capítulo 3. Por otra parte, las concentraciones de ABA aumentan rápidamente en plantas estresadas (esta subida tiende a ser una función de Ψ_p más que del potencial hídrico total, Ψ); por otra parte, existe una correspondencia estrecha entre las respectivas respuestas a los déficit hídricos y al ABA suministrado exógenamente. Estas observaciones, cuando se combinan con la información obtenida a partir de mutantes deficientes en ABA, proporcionan una prueba convincente de que el ABA participa en la adaptación a los déficit hídricos y otros estrés (véanse Capítulos 22 y 30).

b) Efectos de los déficit hídricos en procesos fisiológicos y metabólicos

El efecto más importante de, incluso, un **estrés hídrico suave** es la reducción del crecimiento, siendo especialmente sensible la expansión celular. Se sabe que la presión de turgencia de las células en crecimiento proporciona la fuerza motriz para la expansión celular, pero la tasa real de extensión es controlada por la variación en el potencial hídrico (Ψ) y la extensibilidad ($\varnothing$) (ecuación 2-22). Es probable que, en aquellos casos en que se afecta el crecimiento de la parte aérea sin que simultáneamente se observen cambios en su estado hídrico, la modulación de esa alteración pueda incluir alguna(s) señal(es) desde la raíz a la parte aérea. Durante estrés suaves puede continuar la síntesis de materiales de la pared celular, de tal modo que el retraso en el crecimiento durante un estrés corto, se puede superar tras la recuperación. La división celular, aunque resulta afectada por el estrés hídrico, normalmente es menos sensible que la expansión celular. Además de una inhibición del crecimiento, los déficit hídricos modifican el desarrollo y la morfología vegetal. Así, por ejemplo, la diferente sensibilidad a la sequía de las raíces y las partes aéreas conduce a grandes aumentos en la **relación raíz/parte aérea**. Otros efectos sobre el desarrollo vegetativo incluyen la reducción del ahijamiento en gramíneas y la terminación precoz del crecimiento en extensión de especies perennes, con la formación de yemas en reposo. Los déficit hídricos también provocan la abscisión de hojas y frutos, especialmente tras la desaparición del estrés. Asimismo, no sólo disminuye el tamaño de las hojas como consecuencia de una disminución de la expansión y división celulares, sino que también, al menos en el trigo, se reduce la proporción de células epidérmicas que constituyen los estomas y aumenta el número de tricomas.

Los déficit hídricos también afectan al desarrollo reproductor, necesitándose, en algunas especies, un período de sequía para estimular la iniciación floral o provocar la emergencia de yemas florales ya diferenciadas (véase Capítulo 25). En condiciones de sequía se adelanta la floración en anuales y se retrasa en perennes. Así, por ejemplo, en el trigo, déficit hídricos moderados adelantan la floración hasta en una semana, aunque con disminución en el número de espiguillas, la fertilidad del polen y la formación de granos.

El efecto de los déficit hídricos en el comportamiento y heterogeneidad de la conductancia estomática ya se ha considerado anteriormente (Capítulo 3). La disminución en la tasa transpiratoria se acompaña siempre de una disminución en la absorción de CO_2 y, por tanto, de la fotosíntesis. Los déficit hídricos también afectan a la fotosíntesis a través de sus consecuencias en los procesos enzimáticos, transporte electrónico y contenido en clorofila (véase Capítulo 30).

La regulación de la transpiración también es importante desde el punto de vista del balance energético de la hoja, en el cual desempeñan un papel crucial los movimientos foliares (véase Capítulo 24). Asimismo, la transpiración se reduce como consecuencia de la inhibición del crecimiento de la parte aérea (véase apartado anterior). Por el contrario, suele aumentar la capacidad absorbente de las raíces por unidad de superficie, al resultar el crecimiento de la raíz menos afectado por el estrés hídrico.

Prácticamente todos los aspectos del metabolismo y la estructura fina celular se ven afectados por los déficit hídricos (Cuadro 4-1). Entre los cambios más característicos hay que citar: incremento de las reacciones degradativas en relación con las sintéticas, disminución de la síntesis de proteínas, aumento en la concentración de aminoácidos libres, especialmente prolina (que pue-

Cuadro 4-1. Sensibilidad a los déficit hídricos de procesos o parámetros vegetales (adaptado de Azcón-Bieto y Talón, 1993)

	Sensibilidad al estrés			
	Muy sensible	**Relativamente insensible**		
	Ψ del tejido que afecta al proceso			
Proceso o parámetro afectado	**0 MPa**	**−1.0 MPa**	**−2.0 MPa**	**Observaciones**
Crecimiento celular (-)	———- - - -			Tejido en crecimiento rápido
Síntesis de pared (-)	——			Tejido en crecimiento rápido
Síntesis de proteínas (-)	———			Hojas ahiladas
Formación de protoclorofila (-)	———			
Nivel de nitrato reductasa (-)	————			
Acumulación de ABA (+)	- ———	——		
Nivel de citoquininas (-)	———	——		
Abertura estomática (-)	- - - ———	————	—- - - - - - -	Depende de la especie
Asimilación de CO_2(-)	- - - ———	————	—- - - - - - -	Depende de la especie
Respiración (-)	- - ———	—		
Acumulación de prolina (+)	- - ———	—		
Acumulación de azúcares (+)	—	——		

[a] La longitud de las líneas horizontales representa el margen de niveles de estrés en el cual un proceso empieza a afectarse. Las líneas discontinuas significan deducciones basadas en datos más imprecisos.

Los signos (+) o (−) indican aumento o disminución en el parámetro o proceso.

de llegar a un 1 % de la materia seca foliar en algunas especies), glicina betaína, di y poliaminas y azúcares, lo cual comporta cambios importantes en las correspondientes actividades enzimáticas. Muchos de estos cambios se pueden considerar como adaptativos pero, frecuentemente, es difícil distinguir entre cambios que son consecuencia de lesión celular o tisular de los que representan auténtica **aclimatación** (véase Capítulo 30). Los tejidos sometidos a estrés hídrico presentan una disminución en los grupos -SH, y un aumento en la actividad peroxidasa y en la formación de peróxido de hidrógeno. Se ha comprobado también que disminuye el potencial reductor, lo que sugiere que los tejidos sometidos a estrés hídrico poseen un mayor estado de oxidación. Ello provocaría deshidrogenación de las proteínas y, por tanto, formación de puentes disulfuro a partir de grupos -SH. De esta manera, las proteínas adquirirían un estado más oxidado y, con ello perderían su actividad. Este proceso de deshidrogenación, a diferencia de una mera deshidratación, haría posible que las proteínas fuesen inactivadas o activadas, dependiendo del estado metabólico de los tejidos. Existen evidencias de que un factor importante en la lesión mediante desecación es la lesión química debida a **radicales libres** (especialmente, radicales de oxígeno). El radical superóxido (O_2^-) así como otros radicales de oxígeno se pueden producir mediante una serie de reacciones en las células, como la autooxidación de una serie de compuestos reducidos y la reacción de «Mehler» en los cloroplastos en los que el O_2, en lugar del CO_2, termina siendo el último aceptor para el transporte electrónico (tal como puede ocurrir cuando la asimilación es bloqueada por el estrés hídrico). Una vez formado, el O_2^- experimenta una reducción para formar el radical hidroxilo (OH), muy lesivo, que puede originar peroxidación de lípidos y peróxido de hidrógeno (véanse Capítulos 10 y 30).

Por otra parte, la sequía puede inducir la transcripción de RNA mensajeros que codifican un gran número de proteínas, las cuales no son sintetizadas en condiciones de óptima disponibilidad de agua. En los casos estudiados, muchas de estas proteínas (*shock proteins*) son también inducidas por el ABA (véase Capítulo 22). En este sentido, parece haber dos importantes cuestiones no dilucidadas del todo. ¿Todas las proteínas del estrés hídrico son inducidas por acumulación de ABA en respuesta a la sequía? ¿La activación de **genes inducibles por el ABA** depende de una activación previa de los genes por la pérdida de turgencia?

6.2. En situaciones de salinidad, sequía o congelación, en que resulta difícil conseguir agua, las plantas presentan características especiales que les permiten sobrevivir

Siempre que el potencial hídrico del suelo desciende considerablemente, se hace más difícil absorber agua y las plantas se exponen al peligro de desecación. El problema se presenta con los suelos salinos, los suelos congelados y, naturalmente, los suelos secos de las zonas áridas. En todas estas situaciones las plantas adquieren características especiales que les permiten sobrevivir. Consideremos, en primer lugar, los aspectos relacionados con la escasez de agua en el suelo.

6.2.1. Aridez y sequía no significan lo mismo

Una **región árida** es aquella en la que las precipitaciones son escasas o nulas y la humedad atmosférica es muy baja. Sin embargo, una región puede tener un volumen total de precipitación anual que en otra sería suficiente para sostener un tapiz vegetal continuo y, no obstante, ser árida; en el segundo caso, el agua precipitada, aunque escasa, es aprovechada íntegramente, al menos, durante el período vegetativo; en el primer caso, intervienen factores ajenos a la precipitación que limitan considerablemente el aprovechamiento del agua. Entre estos factores destaca como más importante la temperatura, que condiciona directamente la intensidad de la evaporación. Las temperaturas bajas atenúan la aridez y pueden hacerla desaparecer desde el punto de vista biológico; por el contrario, las temperaturas elevadas, al intensificar la evaporación, pueden causar aridez aún en el caso de un mayor volumen de precipitación. En consecuencia, se deduce que la noción de **aridez** es relativa y su determinación hay que hacerla combinando los datos de precipitación con los de temperatura.

Desde el punto de vista tanto meteorológico como ambiental, podemos definir la **sequía** como la falta o insuficiencia de precipitación durante un período largo, que provoca un desequilibrio hidrológico considerable y, por tanto, restricción en el suministro de agua. Se presenta cuando la evaporación y la transpiración exceden la precipitación durante un tiempo considerable, y constituye el azar físico más grave que afecta principalmente a los cultivos, dado que la vegetación natural se halla más adaptada a esos hábitat. Existen cuatro tipos básicos de sequía:

a) **Sequía permanente**. Caracteriza a los climas más secos. La escasa vegetación está adaptada a la aridez y es imposible una agricultura de alto rendimiento sin riego continuo.

b) **Sequía estacional**. Se presenta en aquellos climas que tienen estaciones anuales lluviosas y secas bien definidas. En estas condiciones, conviene ajustar la siembra de manera que los cultivos se desarrollen durante la estación lluviosa.

c) **Sequía impredecible**. Se refiere a un fallo anormal en la precipitación; se puede presentar prácticamente en cualquier lugar, pero es más característica de climas húmedos y subhúmedos. Ordinariamente, es breve e irregular y sólo afecta a un área reducida.

d) **Sequía no aparente**. Cuando por temperaturas altas y vientos fuertes se inducen tasas elevadas de evaporación y transpiración, incluso las lluvias frecuentes pueden no suministrar agua suficiente como para restablecer la cantidad perdida, lo que afecta también al rendimiento.

6.2.2. Existen dos tipos de mecanismos para tolerar la sequía: evitación y tolerancia a los déficit hídricos en la planta

Las especies difieren entre sí en el grado y período de tolerancia a la sequía; generalmente, estas características guardan relación inversa con la producción de biomasa. Los diferentes mecanismos de respuesta de la planta que permiten aumentar la tolerancia a la sequía, tales como el comportamiento estomático, los cambios morfológicos en la hoja, la osmorregulación y las alteraciones en la relación raíz/parte aérea ocasionan, al mismo tiempo, reducción en su capacidad de producción. En un contexto agronómico, un cultivar más resistente a la sequía es aquel que presenta una mayor producción bajo estas condiciones que otro menos tolerante. También se busca un cierto grado de estabilidad en la producción de un año a otro como criterio de tolerancia a la sequía. Por el contrario, en ecosistemas naturales, una especie tolerante a la sequía es aquella que tiene la capacidad de sobrevivir y reproducirse en un ambiente relativamente seco. En este caso, la tolerancia a la sequía no se basa, necesariamente, en una productividad elevada. Por tanto, los mecanismos que favorecen la tolerancia a la sequía en típicos monocultivos pueden ser diferentes de los que se han seleccionado en ecosistemas naturales.

Las plantas que pueden vivir en ambientes secos se denominan **xerófitas** y la adaptación de una especie vegetal a estos climas se conoce como **xerofilia**. Las xerófitas se presentan sólo en situaciones de aridez, porque su capacidad competitiva en lugares secos es mayor que la de otras especies.

Existen grandes diferencias en la capacidad de las plantas para tolerar la sequía. Algunas de estas diferencias son consecuencia de adaptaciones en la planta entera, tales como sistemas radicales dispersos y profundos; otras adaptaciones tienen lugar a nivel de órgano, tales como hojas muy cutinizadas y buen control estomático de la transpiración, mientras que otras, como el ajuste osmótico y la tolerancia a la desecación se producen a nivel celular.

Las plantas de las regiones áridas se clasifican, en función de las características de los diferentes nichos ecológicos que ocupan, de la siguiente forma: las que escapan, las que evitan y las que toleran la sequía. Sin embargo, a la vista de la dificultad frecuente para catalogar una determinada especie vegetal en uno de los tres grupos, quizás uno de los enfoques más útiles sea centrarse en los mecanismos que contribuyen a la tolerancia a la sequía, reconociendo que una planta puede poseer varios. Estos mecanismos se pueden clasificar en dos tipos importantes: 1) **evitación del estrés**; es decir, aquellos mecanismos que minimizan la presencia de déficit hídricos lesivos, y 2) **tolerancia al estrés**; es decir, aquellas adaptaciones fisiológicas que permiten que las plantas continúen funcionando, a pesar de la presencia de déficit hídricos en las mismas (véase Capítulo 30).

a) Evitación de los déficit hídricos en la planta

1. Escape a la sequía

Las plantas que poseen este mecanismo, como regla general, no son resistentes a la sequía. La supervivencia en los períodos secos sólo requiere la producción, debidamente programada, de semillas u órganos especialmente protegidos de la desecación. En esta categoría se incluyen las plantas vasculares anuales de vida corta (**terófitas**) que germinan después de lluvias muy intensas y que rápidamente completan su ciclo de desarrollo, pasan la estación seca en forma de semillas y no sufren lesiones por desecación. Una adaptación, aunque menos extrema, se encuentra en muchas plantas de cultivo, en las que los cultivares más tolerantes a la sequía son frecuentemente los que primero florecen y maduran, evitándose así lo peor de la estación seca. Muchas de estas especies anuales adelantan la floración si se las somete a un déficit hídrico de forma prematura.

Otro grupo de plantas que poseen mecanismos para escapar a la sequía son algunas **geófitas** que poseen órganos subterráneos repletos de agua (rizomas, tubérculos, bulbos) y que pueden sobrevivir durante períodos de sequía al estar protegidos de una pérdida excesiva de agua. Cuando empieza la estación lluviosa brotan inmediatamente, utilizando los hidratos de carbono almacenados, floreciendo y fructificando en poco tiempo.

2. Conservación del agua

La forma más corriente de regular el equilibrio hídrico y mantener la turgencia es reducir la pérdida de agua o almacenarla. Entre los mecanismos más frecuentes hemos de considerar:

Cierre estomático rápido y completo. Capacidad para cerrar los estomas rápida y completamente antes de que las células se lesionen por desecación.

Cutícula gruesa y muy impermeable. Posesión de una cutícula gruesa y muy impermeable, recubierta frecuentemente por capas céreas o resinosas. En algunas xerófitas, la resistencia cuticular al vapor de agua (r_c) puede llegar a ser de 120 s cm^{-1}; esto quiere decir que una vez cerrados los estomas, la planta pierde muy poca agua.

Pérdida de hojas. Un buen ejemplo es el de la especie *Follquieria splendens* que vive en el desierto de Sonora; esta planta produce hojas después de las lluvias, pero las pierde cuando se limita el suministro de agua, quedando los nervios centrales y peciolos como espinas; puede producir varios lotes de hojas al año y durante los períodos desprovistos de hojas, existen células verdes en el tallo que mantienen una tasa fotosintética baja.

Reducción de la transpiración. A partir de la ecuación de la transpiración (ecuación 3-2), y suponiendo que los estomas estén abiertos (con lo cual se puede ignorar la resistencia cuticular), hay dos posibilidades para reducir la transpiración: bien disminuir el gradiente de concentración o presión de vapor de agua, o bien aumentar considerablemente la resistencia de la capa límite (r_a).

La reducción del gradiente de concentración o presión de vapor se consigue, fundamentalmente, mediante modificaciones que disminuyen el gradiente térmico entre las hojas y el aire. Las hojas pequeñas disipan el calor más fácilmente que las grandes, mediante corrientes de convección. Las hojas dispuestas paralelamente a los rayos solares, al igual que aquellas de color verde claro o brillante, absorben menos radiación. Otro mecanismo que reduce eficazmente el gradiente de presión de vapor es el desprendimiento de aceites volátiles, produciendo el olor aromático típico de muchas especies mediterráneas. Los aceites aumentan la densidad media del gas en la capa límite, y esto disminuye la tasa a la cual se difunde el vapor de agua a su través, de la misma manera que si hubiese aumentado la humedad del aire.

Una modificación estructural muy corriente en xerófitas, que aumenta la resistencia de la capa límite por encima de los poros estomáticos, es la disposición de los estomas en el fondo de criptas (p. ej., *Nerium oleander*), lo cual dificulta considerablemente el intercambio de gases y, por tanto, de vapor de agua. Asimismo, muchas xerófitas poseen estomas confinados a una sola superficie de la hoja y cuando desciende la turgencia foliar, las hojas se enrollan encerrando los estomas en una cámara húmeda y protegida.

Almacenamiento de agua. En algunas plantas, el almacenamiento de agua combinado con una tasa transpiratoria baja permiten la supervivencia durante muchos meses sin lluvia.

El almacenamiento de agua es muy importante en suculentas desérticas que pueden sobrevivir durante varios meses o, incluso, un año o dos sin agua adicional, siendo su característica más manifiesta la presencia en hojas o tallos de tejido almacenador de agua muy vacuolizado. En dichas suculentas, la pérdida de agua mediante transpiración es despreciable, debido a su cutícula gruesa y al cierre estomático durante el día. Las plantas de este tipo también suelen tener sistemas radicales superficiales y ampliamente extendidos, que absorben el agua cuando la superficie del suelo se moja ocasionalmente con lluvias. En algunas especies, el agua se almacena en órganos subterráneos, como en las raíces enormes de *Welwitschia* y *Pachypodium hispinosum* del desierto sudafricano. En el caso de *Adansonia* *digitata,* el agua se almacena en cantidades considerables en sus enormes troncos (varios metros de diámetro).

Las plantas CAM, con su ciclo estomático invertido y cutículas gruesas, son especialmente eficaces porque limitan la pérdida de agua en condiciones de estrés (véase Capítulo 12). A medida que el agua disponible en el suelo se reduce, los estomas permanecen abiertos durante períodos cada vez más cortos, llegando un momento en que se cierran por completo. En esta situación, las suculentas sobreviven reciclando el CO_2 respiratorio, y sus cutículas gruesas evitan, prácticamente, toda pérdida de agua. Así, por ejemplo, en el caso de una especie de *Echinocactus* se ha encontrado que, al cabo de seis años sin agua, la pérdida de peso fue menor de un 30 %.

3. Mantenimiento de la absorción de agua

Muchas plantas que tienen éxito en hábitat secos dependen del desarrollo de un sistema radical profundo y extenso que puede obtener agua de un volumen muy grande de suelo o de una capa freática profunda. En el caso de algunas especies (*Acacia*), las raíces pueden penetrar hasta 30 m antes de ramificarse en un suelo húmedo. Frecuentemente, estas **freatófitas** no poseen adaptaciones especiales que reduzcan la pérdida de agua en las partes aéreas pero, por lo general, la raíz que atraviesa el suelo muy seco suele estar cubierta de capas suberosas impermeables que restringen la pérdida de agua.

Algunas bromeliáceas epífitas, especialmente especies de *Tillandsia,* consiguen agua a partir del rocío o el vapor de agua del aire. Estas especies se desarrollan fundamentalmente en desiertos costeros en los que hay muy poca precipitación, pero sí nieblas y rocíos frecuentes, y poseen en ambas superficies foliares pelos especiales que absorben el agua.

b) Tolerancia a los déficit hídricos en la planta

Existen varias maneras mediante las cuales las plantas mantienen la actividad fisiológica a medida que disminuye el contenido o el potencial hídrico:

1. Mantenimiento de la turgencia

Ajuste osmótico. Cuando disminuye el potencial osmótico de los tejidos en respuesta al desarrollo de déficit hídricos internos, es importante separar el componente resultante de una concentración pasiva de solutos, debida a deshidratación del tejido, del originado por una acumulación activa de los mismos. Es a este último caso de osmorregulación al que se le denomina **ajuste osmótico**, para diferenciarlo de un mecanismo similar al que se da en presencia de salinidad.

El ajuste osmótico posibilita así el mantenimiento, en condiciones de sequía, de la turgencia y de los procesos dependientes de la misma, tales como expansión y crecimiento celulares, abertura estomática, fotosíntesis, etc. Por otra parte, retrasa el enrollamiento foliar y mantiene el crecimiento de la raíz. También se ha demostrado que, en condiciones limitantes de agua, el rendimiento es superior en aquellas variedades que ajustan osmóticamente; los elevados rendimientos se asociaron con mayor desarrollo de la raíz y mejor extracción del agua. Ordinariamente, el ajuste osmótico se presenta en plantas sometidas a un estrés lento. Los solutos que participan varían pero, por lo general, además de iones inorgánicos (especialmente K^+ y Cl^-) y solutos orgánicos cargados eléctricamente que se acumulan en la vacuola, se sintetizan y acumulan en el citoplasma moléculas orgánicas sin carga específica, que no parece que afecten a las funciones de las proteínas. Estas moléculas reciben el nombre de **solutos compatibles** (también denominados citosolutos u osmolitos); entre las angiospermas, los más frecuentes son el amino —o, estrictamente, imino— ácido **prolina** y compuestos de amonio cuaternario como la **betaína**. Así, por ejemplo, en *Hordeum vulgare*, la prolina se acumula en el citoplasma en proporción al grado de sequía en el suelo y, en condiciones de sequía extrema, puede aparecer incluso en las vacuolas. Se ha observado que en condiciones de sequía también se acumulan otras sustancias, como azúcares reductores, sacarosa y pinitol.

Módulo de elasticidad elevado. El desarrollo adicional de tejidos estructurales en muchas plantas xeromórficas origina células inextensibles con un **módulo de elasticidad** (ε) elevado (véase Capítulo 2). Esta característica permite a las células tolerar altas concentraciones osmóticas, con la capacidad consiguiente de mantener la turgencia hasta valores muy bajos de Ψ.

2. Tolerancia a la desecación

La tolerancia a la desecación se refiere a la capacidad del protoplasma para soportar una gran pérdida de agua, siendo esta característica adaptativa y típica de cada especie. Los déficit hídricos provocan pérdida progresiva de la turgencia protoplásmica y aumento en la concentración de solutos. El resultado final de estos dos efectos es la alteración en la función celular y la aparición de lesiones en las estructuras protoplásmicas (membranas en particular). Las plantas varían extraordinariamente en relación al grado de deshidratación que pueden tolerar. En el caso de **plantas poiquilohídricas** (algas, líquenes, musgos, algunos helechos, semillas y ciertas plantas superiores; estas últimas únicamente durante su etapa vegetativa), el protoplasma puede soportar la deshidratación casi completa, deshidratándose y rehidratándose de forma simultánea, sin sufrir lesión. La mayoría de las regiones áridas tiene una gran abundancia en líquenes que, en algunos casos, representan las únicas plantas capaces de vivir en áreas en las que, aunque nunca llueve, puede existir una humedad atmosférica elevada y abundante rocío, capaces de activar su metabolismo.

Existe un número reducido de plantas vasculares en las que los tejidos vegetativos muestran una capacidad notable para tolerar la desecación. Estas plantas que «resucitan» no poseen mecanismos especiales que impidan la pérdida de agua o aumenten su absorción; su adaptación principal a la sequía es la tolerancia a la desecación, y poseen una bioquímica celular especializada que lo permite. En algunas especies, las enzimas, las membranas celulares y los pigmentos fotosintéticos se mantienen indemnes en el estado desecado. En otras, se pierden algunos pigmentos y enzimas e incluso las membranas pueden desorganizarse, pero rápidamente son reparadas o resintetizadas tras la hidratación.

Hay que decir, no obstante, que la mayoría de las plantas terrestres son **homeohídricas.** Si bien durante alguna etapa de su ciclo vital (semilla, rizomas o tallos sin hojas) pueden soportar potenciales hídricos muy bajos, durante la mayor parte del desarrollo, su protoplasma no puede tolerar potenciales hídricos bajos sin sufrir lesiones. Las semillas de las plantas homeohídricas, al final de su desarrollo, se desecan hasta un contenido hídrico de un 10 % o menos. Hace años se descubrió que la desecación se acompaña de un aumento en el nivel de ABA, el mismo regulador que se acumula en las hojas cuando disminuye la turgencia (véase apartado 6.1), esto provoca cambios esenciales para una desecación «segura», es decir, reversible. El cambio más importante parece ser la activación de un gen responsable de la síntesis de una «proteína de deshidratación» específica, cuya característica principal es que no tiene regiones hidrófobas. Los mutantes del maíz que no sintetizan esta proteína poseen semillas que no desecan, sino que germinan en la mazorca, un fenómeno denominado «viviparismo» que se presenta naturalmente en muchas plantas alpinas y de la tundra. Se sabe que esta proteína se sintetiza también en raíces y hojas de plántulas sometidas a una deshidratación lenta.

Como ya se ha mencionado en este apartado, existe una serie de solutos especialmente eficaces a la hora de proteger las proteínas citoplásmicas y las membranas celulares de la desecación. Los déficit hídricos, al igual que otros estreses ambientales, tienden a desviar el potencial redox celular a un estado más oxidado y a aumentar las concentraciones de **radicales libres**, cambios ambos, lesivos (véase Capítulo 30). No obstante, las plantas poseen una serie de **mecanismos antioxidantes** que las protegen contra la producción de radicales de oxígeno, como son: *a*) reductores solubles en agua, tales como los compuestos que contienen tiol (p. ej., glutatión) y el ascorbato, y *b*) vitaminas solubles en grasas, tales como α-tocoferol y β-caroteno; y *c*) antioxidantes enzimáticos tales como la catalasa y superóxido-dismutasa. Aunque hay datos que sugieren que las diferencias en tolerancia a la sequía pueden radicar en una expresión diferencial de estas enzimas, se requiere más investigación antes de formular unas conclusiones claras.

6.2.3. La eficiencia en el uso del agua y la tolerancia a la sequía no suelen estar relacionadas

Cuando el suministro de agua es limitado, resulta importante considerar la **eficiencia en el uso del agua**, WUE (*Water Use Efficiency*), en términos de materia seca producida por unidad de agua utilizada en la evapotranspiración (véase Capítulo 3). Frecuentemente, WUE y tolerancia a la sequía se toman como sinónimos, si bien, en la mayoría de los casos, no tienen relación entre sí. La WUE se refiere a un parámetro de producción, y un objetivo importante de la investigación en esta área consiste en alcanzar una elevada WUE manteniendo, al mismo tiempo, una elevada productividad. Por el contrario, al analizar la resistencia a la sequía, el énfasis se pone, como hemos visto anteriormente, en la supervivencia durante un período de bajo suministro de agua. De hecho, la capacidad para sobrevivir a intensos déficit hídricos suele estar negativamente relacionada con la productividad.

Actualmente, hay gran interés en la posibilidad de aumentar la tolerancia a la sequía y la eficiencia en el uso del agua mediante mejora vegetal y manejo más adecuado de los cultivos. Un objetivo deseable, aunque difícil de conseguir, sería que se pudiesen obtener combinaciones de características que aumentasen la tolerancia a la deshidratación y la eficiencia en el uso del agua, sin pérdidas en el rendimiento.

6.2.4. Las halófitas toleran la salinidad porque alcanzan potenciales hídricos muy bajos mediante osmorregulación

En la mayoría de los suelos, el potencial osmótico no es lo suficientemente bajo como para inhibir la absorción de agua por las raíces, desencadenando un déficit hídrico importante en la planta. No obstante, existen situaciones en las que la concentración de sales en el suelo llega a ser tan elevada que impide o disminuye la absorción de agua, provocando una condición denominada **sequía osmótica**. Este efecto de los solutos disueltos es similar al de un déficit hídrico edáfico. Algunas plantas que se desarrollan en suelos salinos se pueden ajustar osmóticamente y, de esa manera, impiden la pérdida de turgencia.

No obstante, a esta sequía osmótica hay que añadir el efecto de iones específicos, cuando se acumulan en las células concentraciones lesivas de Na^+, Cl^- o SO_4^{2-}. En condiciones no salinas, el citosol contiene 100-200 mM de K^+ y 1 mM de Na^+, un ambiente iónico en el cual pueden funcionar óptimamente muchas enzimas. Una relación anormalmente elevada de Na^+ a K^+ y altas concentraciones de sales totales, inactivan las enzimas e inhiben la síntesis de proteínas.

La fotosíntesis es inhibida cuando concentraciones elevadas de Na^+ y Cl^- se acumulan en los cloroplastos. Puesto que el transporte electrónico fotosintético parece ser poco sensible a las sales, es posible que se vean más afectados el metabolismo del carbono o la fotofosforilación. Enzimas extraídas de especies tolerantes a la salinidad (**halófitas**) son tan sensibles a la presencia del NaCl como las enzimas de especies sensibles (**glicófitas**). Por tanto, la resistencia de las halófitas a las sales no es consecuencia de un metabolismo resistente a la salinidad.

Las plantas evitan la lesión por sales mediante exclusión de iones en las hojas o mediante su compartimentación en las vacuolas. En el caso de plantas sensibles, la resistencia a niveles moderados de salinidad en el suelo depende de la capacidad de las raíces para impedir la absorción de iones potencialmente dañinos (véase Capítulo 7). Los iones Na^+ pueden entrar en las raíces pasivamente (siguiendo un gradiente decreciente de potencial electroquímico) y, por tanto, las células de las raíces han de utilizar energía para un transporte activo que devuelva el Na^+ a la solución externa. Por el contrario, la membrana plasmática de la raíz es muy poco permeable al Cl^-. Algunas halófitas pertenecientes a los géneros *Tamarix* y *Atriplex* no excluyen los iones a través de la raíz, sino que, por el contrario, poseen glándulas salinas en las superficies de las hojas. Los iones son transportados a estas glándulas, en las que las sales cristalizan y dejan de ser lesivas.

Cuando las sales son excluidas de las hojas, las plantas utilizan sustancias orgánicas para disminuir el potencial osmótico del citoplasma y la vacuola y, así, conseguir disminuir el potencial hídrico foliar. Entre estos componentes orgánicos que no interfieren en el metabolismo celular a concentraciones elevadas se encuentran la glicina betaína, la prolina, el sorbitol, la sacarosa, etc. La cantidad de carbono utilizada para la síntesis de estos solutos orgánicos puede ser elevada. En la vegetación natural esta desviación del carbono no afecta a la supervivencia, pero en cultivos puede reducir la producción.

Muchas halófitas absorben iones y los acumulan en las hojas. No obstante, estos iones son secuestrados en las vacuolas de las células foliares, con lo que contribuyen al potencial osmótico celular sin lesionar las enzimas cloroplásticas y citosólicas sensibles a la salinidad. En estas hojas, se mantiene el equilibrio hídrico entre el citoplasma y la vacuola acumulándose en el citoplasma compuestos orgánicos como prolina o sacarosa. Debido a que el volumen del citoplasma en una célula adulta vacuolada es pequeño comparado con el volumen de la vacuola, la cantidad de carbono necesaria para la síntesis de compuestos orgánicos es mucho menor en estas plantas que en las que excluyen sales.

La exposición a NaCl o ABA induce la síntesis de proteínas. Especialmente importante parece ser una proteína de bajo peso molecular denominada **osmotina**, asociada a un aumento en la tolerancia al NaCl. En cultivo de tejidos ha sido posible aclimatar células de plantas de naranjo y tabaco para tolerar concentraciones elevadas de sales. Durante esta aclimatación se han detectado, mediante electroforesis en gel, varias proteínas sintetizadas *de novo*. Si se tratan las células con concentraciones bajas de ABA, antes de exponerlas a concentraciones elevadas de sales, aumenta extraordinariamente su capacidad de aclimatación. Además, el ABA estimula la síntesis de una o más proteínas que, aparentemente, son las mismas que se inducen durante la aclimatación al NaCl. De esta manera, parece posible que el ABA pueda desempeñar algún papel en la aclimatación. En plantas intactas, las elevadas concentraciones de sales aumentan los niveles de ABA en las hojas. Esta respuesta a la salinidad es similar al aumento en la producción de ABA por las raíces y su transporte a la parte aérea, ya descrito anteriormente en relación con el déficit hídrico edáfico (véase también Capítulo 22).

6.2.5. Las plantas expuestas a temperaturas muy bajas experimentan sequía por congelación

Es frecuente observar que, después de un período de exposición a temperaturas muy bajas, las hojas pertenecientes a especies vivaces de alta montaña se marchitan irremisiblemente. Esto ocurre así porque experimentan **sequía por congelación**, situación que se presenta cuando el suelo congelado, o xilema congelado y bloqueado, impide que el agua alcance las hojas. Incluso con los estomas cerrados, las hojas pueden perder suficiente cantidad de agua a través de la cutícula como para disminuir la turgencia. Por tanto, en regiones frías, las especies vivaces suelen poseer características xerofíticas como cutículas gruesas y posibilidad de cierre estomático completo, combinadas con capacidad para tolerar la desecación parcial.

Por otra parte, el paso del agua desde las células vivas hacia los espacios intercelulares, una especie de deshidratación controlada, suele ser esencial para sobrevivir a la congelación, al impedir la formación de cristales de hielo en el interior de las células. En los espacios intercelulares se pueden formar grandes cristales de hielo, retornando el agua a las células cuando aquéllos se funden. De esta manera, la capacidad para tolerar la congelación se acompaña de cambios en la bioquímica celular que se desarrollan lentamente durante el otoño, en un proceso que se describe como **aclimatación al frío** (véase Capítulo 30).

Al igual que en los casos de tolerancia a la salinidad y a la sequía, es importante destacar el papel que desempeñan los solutos compatibles que aparecen en muchas plantas durante la aclimatación al frío y que, en este caso, reciben el nombre de **crioprotectores**.

La aclimatación al frío puede ser inhibida por factores tales como la elevada fertilización nitrogenada o la poda, que estimulan el crecimiento de la planta. Las plantas varían en su grado de aclimatación y no todas pueden lograr resistencia a la congelación. Ello es de importancia considerable en agricultura. Así, por ejemplo, los cereales de invierno, que producen hasta un 40 % más que las variedades de primavera, no se pueden sembrar en muchas regiones más frías debido a su limitada tolerancia al frío. Si se pudiese aumentar su tolerancia, el impacto sería enorme en la producción mundial de alimentos.

6.2.6. En condiciones naturales, las plantas se encuentran sometidas a estrés múltiples

La mayor parte de la investigación sobre el efecto de los factores ambientales en las plantas se ha centrado, hasta ahora, en las respuestas y adaptaciones a factores aislados del ambiente pero, en condiciones naturales, las plantas se encuentran sometidas a estreses múltiples (véanse Capítulos 13 y 30). Hay que tener en cuenta que los efectos de los factores ambientales en interacción no suelen ser aditivos. Así, por ejemplo, en la especie mediterránea *Nerium oleander,* la lesión por luz intensa o **fotoinhibición** aumenta extraordinariamente cuando se acompaña de déficit hídricos.

Si bien la característica más importante de una región árida es que la precipitación es escasa o nula y la humedad atmosférica es muy baja, hay otros factores para los cuales también se requiere la adaptación, por ejemplo, elevadas temperaturas, altas intensidades luminosas, reducida disponibilidad de nutrientes, etc.

Por otra parte, condiciones ambientales, como sequía, salinidad, inundación, altas temperaturas, alta demanda de evaporación en la atmósfera y frío, pueden conducir o asociarse a pérdida de turgencia en el tejido vegetal. Parece, por tanto, probable que las respuestas a estos estreses ambientales puedan ser generales y comunes a las observadas en el caso de estrés hídrico (véase Capítulo 30). De hecho, las investigaciones sobre proteínas de choque (*shock proteins*) revelan la existencia de proteínas comunes, independientemente de la especie vegetal o del tipo de estrés.

RESUMEN

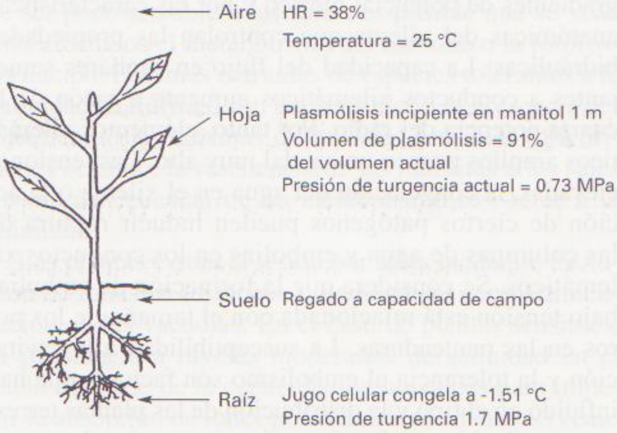
La absorción de agua por las raíces depende de la naturaleza y las propiedades hidráulicas del sistema radical, así como de las propiedades y el estado hídrico del suelo y, en general, de las condiciones ambientales. La absorción de agua en plantas con transpiración baja puede ser de origen osmótico, pero en plantas con transpiración intensa es, en gran medida, un fenómeno pasivo. La absorción de agua debida a fuerzas osmóticas es responsable de la presión de raíz.

El transporte de agua en la planta está regido por los gradientes de potencial hídrico y por las características anatómicas del xilema que controlan las propiedades hidráulicas. La capacidad del flujo en capilares semejantes a conductos xilemáticos aumenta a razón de la cuarta potencia del radio. Por tanto, elementos xilemáticos amplios poseen un caudal muy alto. Las tensiones elevadas, la congelación del agua en el xilema o la acción de ciertos patógenos pueden inducir ruptura de las columnas de agua y embolias en los conductos xilemáticos. Se considera que la formación de embolias bajo tensión está relacionada con el tamaño de los poros en las punteaduras. La susceptibilidad a la cavitación y la tolerancia al embolismo son factores que han influido en el tipo y la distribución de las plantas terrestres en relación con la tolerancia a la sequía y la congelación.

A medida que aumenta la transpiración, la pérdida de agua excede su absorción, lo que origina una disminución del potencial hídrico. La causa de dicho retraso en la absorción es la resistencia elevada a nivel de las membranas de las células radicales. Cuando la radiación solar es variable, el potencial hídrico foliar fluctúa durante el día, incluso con buena disponibilidad de agua. En condiciones de sequía, disminuye considerablemente el potencial hídrico, si bien su variación diaria se puede reducir a medida que se anula la transpiración como consecuencia del cierre estomático. Según su hábitat y características funcionales, existen plantas hidroestables, que varían muy poco su balance hídrico durante el día, y plantas hidrolábiles que toleran grandes variaciones en el potencial hídrico. El déficit hídrico es el factor más importante causante de la reducción en el crecimiento; se puede producir en diferentes situaciones: sequía, bajas temperaturas edáficas, salinidad y escasa aireación del suelo, en combinación con factores que estimulan la transpiración. Las especies difieren entre sí en el grado, los mecanismos y el período de tolerancia a la sequía. En muchos casos se acumulan solutos (ajuste osmótico) y aparecen proteínas específicas que son inducidas rápidamente bajo los efectos del estrés. En general, los mecanismos que permiten mayor tolerancia a la sequía ocasionan reducción en la capacidad de producción. La relación entre las características hídricas de la planta y los fenómenos metabólicos, la naturaleza de los sensores primarios, los cambios en la expresión génica que caracterizan la adaptación de las plantas a los diferentes estrés ambientales relacionados con pérdida de turgencia, así como los efectos de la interacción entre factores ambientales múltiples son aspectos de creciente atención en la investigación.

PROBLEMAS Y CUESTIONES

1. Con los datos disponibles calcular el potencial hídrico, expresado en MPa, en las siguientes zonas del SPAC: suelo, raíz, hoja y atmósfera.


Aire
HR = 38%
Temperatura = 25 °C
Hoja
Plasmólisis incipiente en manitol 1 m
Volumen de plasmólisis = 91% del volumen actual
Presión de turgencia actual = 0.73 MPa
Suelo
Regado a capacidad de campo
Raíz
Jugo celular congela a -1.51 °C
Presión de turgencia 1.7 MPa

Considérese m no sustituible por M
$R = 8.31\ \text{J}\ ^{\circ}\text{K}^{-1}\ \text{mol}^{-1}$

2. Sugiera explicaciones para las afirmaciones siguientes:
   a) Las plantas en maceta expuestas al sol se pueden marchitar si se riegan al mediodía con agua muy fría.
   b) Las plantas de jardín o en maceta que se desarrollan de forma natural en hábitat sombríos con frecuencia se marchitan a pleno sol, incluso si el suelo está húmedo.
   c) Muchas plantas de jardín son más susceptibles a la sequía y se desarrollan con más dificultad en lugares con viento que en zonas protegidas.
3. Explique cómo es posible que el agua se mueva hasta la parte superior de un árbol de 100 m de alto pero, en cambio, una bomba mecánica no puede succionar agua hasta una altura superior a 10.3 m. ¿Qué es lo que impide que se rompa la columna de agua en un árbol? ¿En qué condiciones se puede romper la columna de agua y, si se rompe, cómo se restablece?
4. ¿Cuál se puede considerar como mejor mecanismo para tolerar el estrés hídrico: un aumento o una disminución del módulo de elasticidad, ε?

BIBLIOGRAFÍA RECOMENDADA

1. Azcón-Bieto, J., Talón, M. (eds.): *Fisiología y Bioquímica Vegetal.* McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, 1993.
2. Brouwer, R.: «Water Movement across the Root». *Symp Soc Exp Biol,* 19: 131-149, 1965.
3. Hopkins, W. G. (ed.): *Introduction to Plant Physiology.* John Wiley & Sons, Inc., Nueva York, 1995.
4. Kozlowski, T. T. y Pallardy, S. G. (eds.): *Physiology of Woody Plants.* Academic Press, Nueva York, 1997.
5. Kramer, P. J., y Boyer, J. S. (eds.): *Water Relations of Plants and Soils.* Academic Press, Nueva York, 1995.
6. Kramer, P. J.: «The relation between rate of transpiration and rate of absorption of water in plants». *Am J Bot,* 24: 10-15, 1937.
7. Larcher, W.: *Physiological Plant Ecology.* (3.ª ed.). Springer-Verlag, Berlín, 1995.
8. Milburn, J. A.: *Water Flow in Plants.* Longman, Nueva York, 1979.
9. Morgan, J. M.: «Osmoregulation». *Ann Rev Plant Physiol,* 35: 299-319, 1984.
10. Ridge, I.: *Plant Physiology.* Hodder and Stougthon, Londres, 1991.

CAPÍTULO 5

TRANSPORTE EN EL FLOEMA

Amparo García Luis y José Luis Guardiola

1. El floema como sistema conductor. 2. Estructura del floema. 3. Sustancias transportadas en el floema. 4. El movimiento de fotoasimilados. Fuentes y sumideros. 5. Mecanismo de transporte. 6. Longevidad e inactivación de los tubos cribosos.

1. EL FLOEMA COMO SISTEMA CONDUCTOR

La necesidad de un sistema de transporte a larga distancia para el movimiento de las sustancias orgánicas es consecuencia de la especialización funcional. En los organismos fotosintéticos más primitivos, unicelulares o talófitos, todas las células realizan la fijación fotosintética del carbono por lo que los lugares de síntesis y de utilización están muy próximos y el transporte no representa un problema. En las plantas vasculares, por el contrario, los **fotoasimilados** producidos en las hojas (véase Capítulo 11) se transportan a otros órganos (frutos, raíces y zonas de almacenamiento) a distancias que oscilan entre unos centímetros y varias decenas de metros. Ni los procesos de difusión, ni el transporte célula a célula permiten mover con eficacia las sustancias a distancias tan considerables. En la cuantía en que este transporte tiene lugar, solamente es posible si los solutos recorren aquellas distancias arrastrados por el agua en el lumen de conductos especializados, al igual que los elementos minerales absorbidos por las raíces se transportan en sentido acrópeto en los vasos del xilema arrastrados por la corriente transpiratoria, o la glucosa se distribuye en los organismos animales en el plasma de la sangre.

1.1. Los experimentos de anillado permitieron establecer que los fotoasimilados se transportan en el floema

Los estudios sobre el transporte de los fotoasimilados se remontan a los experimentos de anillado realizados por M. Malpighi a mediados del siglo XVII. En el tronco y las ramas de las plantas leñosas es factible separar la corteza del leño en la zona del cámbium vascular, y este autor comprobó que la eliminación de un anillo de corteza alrededor de la base del tallo no tiene un efecto inmediato en el transporte ascendente de agua en el xilema, por lo que la planta no se marchita, al mismo tiempo que provoca un hinchamiento característico de la corteza en la región inmediatamente por encima del anillado (Fig. 5-1).

En 1928, Mason y Maskell demostraron que este tratamiento interrumpe el transporte basípeto de azúcares (fundamentalmente sacarosa) que tiene lugar en la capa más interna de la corteza, constituida por el floema secundario, lo que provoca la acumulación de carbohidratos por encima de la región anillada y su agotamiento por debajo de ella. Como Hartig había demostrado que los elementos cribosos forman un conducto celular continuo que, cuando se corta, secreta un fluido con un contenido en azúcares de hasta el 33%, y éstos son numerosos en el floema, se supuso que el transporte tiene lugar en su lumen.

Estas observaciones permitieron establecer la función del floema en el transporte de los azúcares y otras sustancias orgánicas y minerales, y determinar algunas de las características del transporte, como son:

- — la existencia de un conducto constituido por células vivas;
- — la elevada concentración de azúcares en la solución de transporte;
- — la presión positiva, superior a la atmosférica, a la que se encuentra ese contenido; y
- — el sentido basípeto del transporte, opuesto a la corriente transpiratoria, en la base del tallo,

extremos que han sido confirmados posteriormente utilizando técnicas más precisas.

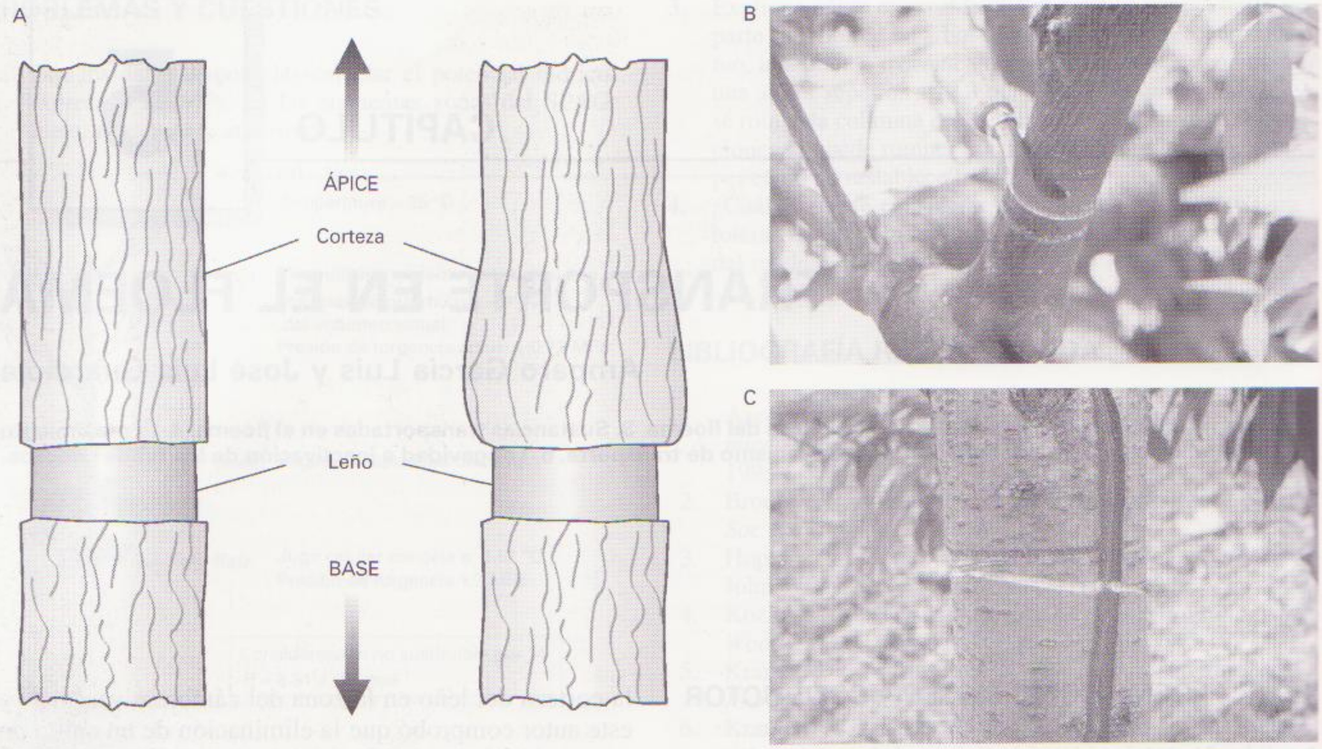


Figura 5-1. A) Diagrama de los experimentos de Malpighi. La separación de un anillo de corteza en el tallo o la base de una rama de una planta leñosa (izquierda) interrumpe el transporte basípeto de nutrientes y hormonas provocando la proliferación de los tejidos inmediatamente por encima del corte (derecha). B) En la práctica agrícola, esta operación, denominada **anillado**, se realiza con cuchillas, como la mostrada en la fotografía, que con un corte circular eliminan un anillo de corteza de la anchura deseada. La acumulación de carbohidratos en la porción distal de la rama respecto al corte aumenta el cuajado y el crecimiento del fruto. Si la anchura del anillo no es excesiva, el callo cicatricial que se forma a partir de la parte superior permite la regeneración de los tejidos eliminados restableciendo las conexiones vasculares. C) Aspecto de una rama de melocotonero mostrando el leño intacto en la región recién anillada. Inmediatamente sobre el anillo se aprecia la cicatriz del anillado realizado el año anterior.

1.2. Las técnicas autorradiográficas demuestran que el transporte se realiza en los elementos cribosos

La función de los **tubos cribosos** en el transporte de fotoasimilados es una conclusión lógica de los experimentos descritos, pero no queda demostrada de un modo fehaciente y, durante algún tiempo, fue cuestionada por consideraciones anatómicas y ultraestructurales. Su diámetro, que normalmente no supera los 10 μm, es considerablemente menor que el de los elementos traqueales o los vasos sanguíneos de los animales, lo que, unido a la presencia de citoplasma, aumenta considerablemente la resistencia al movimiento de los fluidos en su lumen y reduce su capacidad de transporte. Además, en las primeras observaciones ultraestructurales, las placas cribosas se mostraban obturadas por calosa y diversos componentes citoplasmáticos, lo que resulta incompatible con la función propuesta.

La demostración de que el transporte tiene lugar en el lumen fue posible con la disponibilidad de marcadores radiactivos a partir de la década de los cuarenta, mediante el uso de técnicas autorradiográficas. Después de la exposición de una hoja durante un tiempo corto a una atmósfera con $^{14}CO_2$, los fotoasimilados marcados que se transportan en el peciolo o el tallo se inmovilizan mediante una congelación rápida (p. ej., sumergiendo el tejido en nitrógeno líquido) y se visualizan incubando secciones ultrafinas del tejido con una capa de emulsión fotográfica (Fig. 5-2). Si el tiempo transcurrido desde la presentación del $^{14}CO_2$ hasta la fijación es suficientemente corto, la radiactividad se localiza exclusivamente en los elementos cribosos (y en sus células de compañía), demostrando así su función como canal de transporte de los fotoasimilados. Cuando el tiempo de transporte se prolonga, la radiactividad se encuentra también en las células del parénquima en la vecindad de los elementos cribosos. Además de su función en el transporte longitudinal a larga distancia, los elementos cribosos proporcionan fotoasimilados y otras sustancias a los tejidos que los rodean, lo que permite el mantenimiento de sus funciones vitales.

Por último, el sellado de las placas cribosas con calosa que se apreciaba en las primeras observaciones ultraestructurales, se considera un artefacto provocado por la manipulación de las muestras. Los elementos cribosos son estructuras muy lábiles y extremadamente sensibles a cualquier manipulación, que provoca rápi-

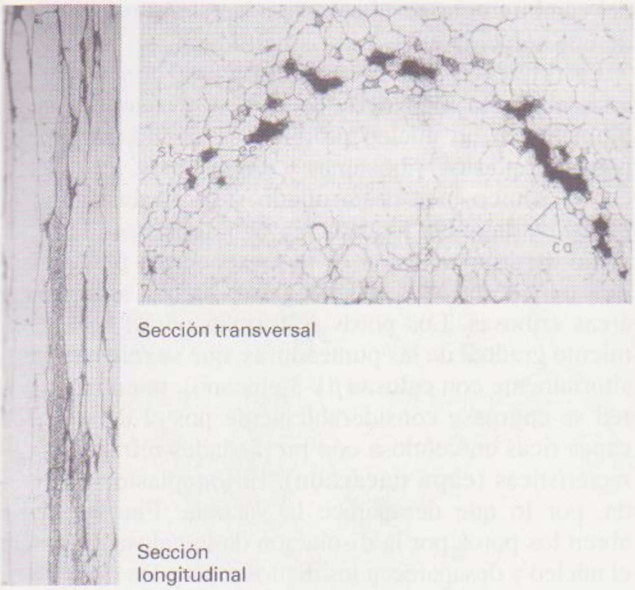


Figura 5-2. Demostración microautorradiográfica del transporte en el lumen de los tubos cribosos del tallo de *Vicia faba.* Tras la exposición de una hoja a una atmósfera con $^{14}CO_2$ durante 35 minutos, los fotoasimilados radiactivos (puntos negros) se localizan únicamente en el lumen de los tubos cribosos. Reproducido de Eschrich, W. y Fritz, F. (1972). (En *Microautoradiography and Electron Probe Analysis. Their Application to Plant Physiology.* Luttge, U. (ed.), Springer Verlag.)

dos cambios degenerativos y pérdida de su funcionalidad. Esta labilidad hace muy difícil las investigaciones sobre su funcionamiento y la caracterización de su ultraestructura. No obstante, la mejora de las técnicas de microscopia electrónica ha permitido establecer que, en condiciones naturales, los poros de las placas cribosas están normalmente abiertos.

2. ESTRUCTURA DEL FLOEMA

La presencia de elementos cribosos es la característica distintiva del floema. Junto a éstos se encuentran, en proporción variable, células parenquimáticas, fibras y, en algunas especies, laticíferos. Solamente los elementos cribosos están implicados directamente en el transporte. No obstante, algunas células parenquimáticas están estrechamente relacionadas con los elementos cribosos, interviniendo en la regulación de su metabolismo y en la carga de los fotoasimilados.

En el floema de las angiospermas, el canal de transporte es el **tubo criboso,** serie longitudinal de elementos cribosos unidos por sus paredes terminales, profundamente perforadas formando las **placas cribosas** (Fig. 5-3). Cada una de las células del tubo criboso recibe el nombre de **elemento de los tubos**. En el floema primario, el tubo criboso se forma a partir de los elementos del procambium, y su diferenciación procede en sentido acrópeto de modo gradual hasta la inmediata vecindad de los meristemos apicales. En el floema secundario, los tubos cribosos se originan por la diferenciación simultánea de una serie longitudinal de derivadas fusiformes del cámbium, que se extienden del ápice del tallo y las hojas hasta el extremo de la raíz. Característicamente, los elementos de los tubos tienen entre 100 y 500 μm de longitud y 5 a 20 μm de espesor.

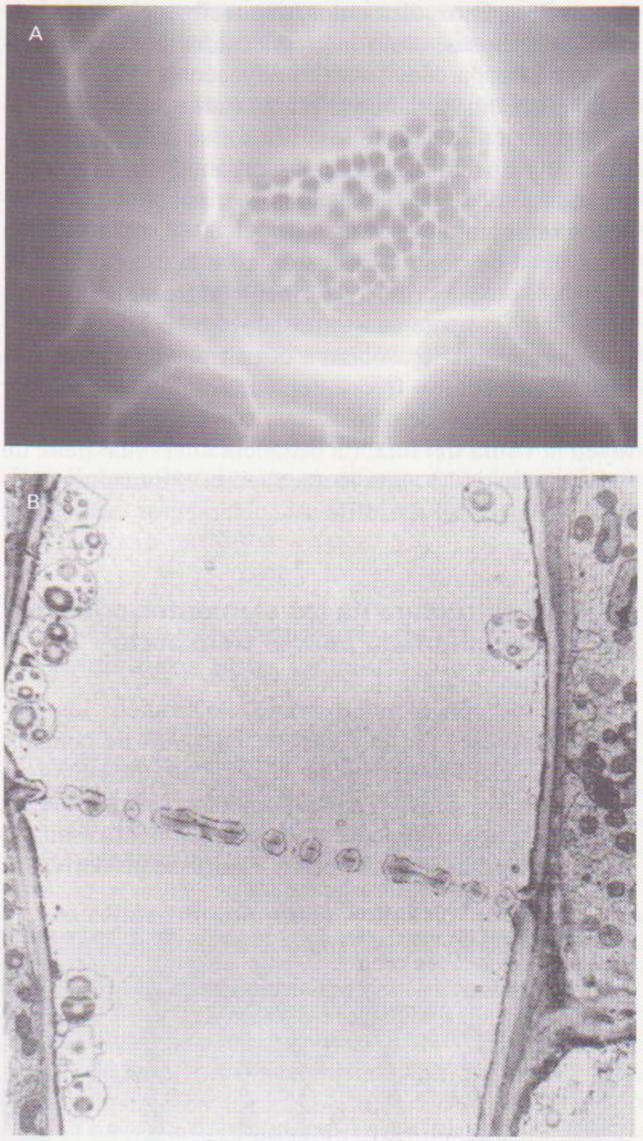


Figura 5-3. Placa cribosa en la pared de separación de dos elementos cribosos. A) Vista frontal de una placa cribosa de *Cucumis melo* al microscopio óptico. B) Sección transversal de una placa cribosa de *Cucurbita maxima* observada con microscopio electrónico. En la preparación, fijada por inmersión en nitrógeno líquido, se observan los poros rodeados por un depósito de calosa pero abiertos y libres de proteína floemática, que se encuentra en el lumen celular en forma dispersa. Se observan plastos con almidón en los elementos de los tubos. Reproducido de Anderson, R. y Cronshaw, J., *J Ultraestr Res,* 29:50-59, 1970.

En las gimnospermas y las pteridófitas, los elementos cribosos, notablemente alargados, no están ordenados en filas. Estos elementos, que reciben el nombre de **células cribosas**, están interconectados por **áreas cribosas** en las paredes laterales adyacentes (Fig. 5-4).

En el sistema axial de la planta (tallos, raíces, peciolos y pedúnculos), los tubos cribosos se ordenan paralelamente respecto al eje de los órganos. En el floema secundario del tallo de las angiospermas, los tubos cribosos representan entre el 20 y el 80 % de la sección transversal del tejido. En los órganos laterales (hojas y frutos), los tubos cribosos forman con frecuencia un retículo intensamente anastomosado. En las hojas, los tejidos vasculares se asocian a otros tipos celulares, formando las venas, y frecuentemente están rodeados por una o varias filas de células muy compactas que constituyen la **vaina del haz**. La distancia intervenal tiene un valor medio de 130 μm, lo que facilita el transporte desde las células del mesófilo a los elementos cribosos.

2.1. La estructura de los elementos cribosos está adaptada para el transporte

Observados con el microscopio electrónico, los elementos cribosos parecen casi desprovistos de contenido, en marcado contraste con la estructura rica en orgánulos de las células parenquimáticas vecinas. Esta estructura, aparentemente muy simple, es el resultado de un proceso de diferenciación a partir de las derivadas del cambium que resulta en su adaptación para el flujo de una solución en sentido longitudinal.

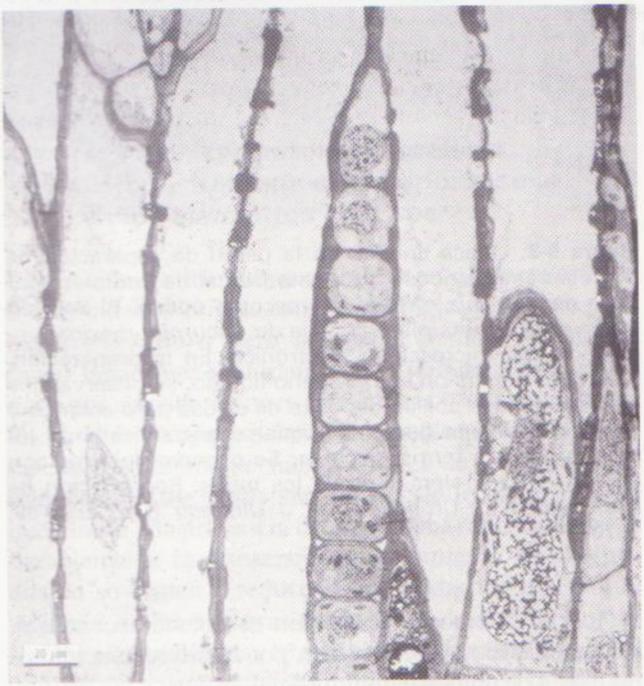


Figura 5-4. Áreas cribosas en las paredes laterales de las células cribosas del floema inmaduro de la raíz de *Picea abies*. Algunas de ellas todavía presentan el núcleo y pequeñas vacuolas. Reproducido de *Sieve Elements. Comparative Structure, Induction and Development*, Behnke, H. D. y Sjolund, R. E. (eds.), Springer-Verlag, 1990, por cortesía del Dr. Schulz.

La diferenciación de esta estructura tiene lugar en una secuencia bien definida. Las derivadas del cambium tienen un núcleo prominente, abundantes mitocondrias, plastos, ribosomas y dictiosomas, un retículo endoplásmico bien desarrollado y una vacuola claramente distinguible rodeada por el tonoplasto. El primer signo de diferenciación es la presencia de plasmodesmos muy destacados en las regiones en que se formarán áreas cribosas. Los poros se forman por el ensanchamiento gradual de las punteaduras, que se rellenan transitoriamente con **calosa** (β1-3 glucano), mientras la pared se engruesa considerablemente por el depósito de capas ricas en celulosa con propiedades refractivas características (**capa nacarada**). El tonoplasto se degrada, por lo que desaparece la vacuola. Finalmente se abren los poros por la disolución de la calosa, degenera el núcleo y desaparecen los dictiosomas y los ribosomas.

Los elementos cribosos maduros carecen, por tanto, de muchas de las estructuras celulares, habiendo perdido la información genética y la capacidad de síntesis de proteínas. De pared a menudo engrosada, pero nunca lignificada, tienen plasmalema y conservan mitocondrias modificadas, plastos y algo de retículo endoplásmico liso, que se sitúa siempre en posición parietal. En la mayor parte de las angiospermas se encuentran presentes distintas formas filamentosas o globulares de una proteína denominada **proteína P**; esta proteína no se encuentra en gimnospermas ni en ciertas monocotiledóneas (Fig. 5-5).

Característica distintiva de los elementos cribosos maduros, y de la que deriva su nombre, es la presencia de áreas cribosas, regiones con numerosos poros de gran diámetro (Fig. 5-3). Son particularmente prominentes en las paredes transversales de los elementos de los tubos cribosos (**placas cribosas**) en que los poros, de un diámetro entre 0.1 y 5 μm, ocupan cerca del 50 % de la superficie de la pared. Aunque en algunas preparaciones estos poros están obturados por calosa hoy se considera que están normalmente despejados, como se indicó anteriormente, permitiendo la continuidad citoplásmica entre los elementos cribosos contiguos.

2.2. Células parenquimáticas especializadas se asocian a los elementos cribosos

Los elementos de los tubos normalmente se asocian a células parenquimáticas especializadas denominadas **células de compañía**, que se originan mediante una división longitudinal desigual de las iniciales del cámbium, previa a la diferenciación del elemento del tubo. Estas células, de citoplasma muy denso, numerosas mitocondrias y con todos los orgánulos y estructuras subcelulares (Fig. 5-5), están unidas al elemento del tubo correspondiente por numerosas conexiones plasmodés-

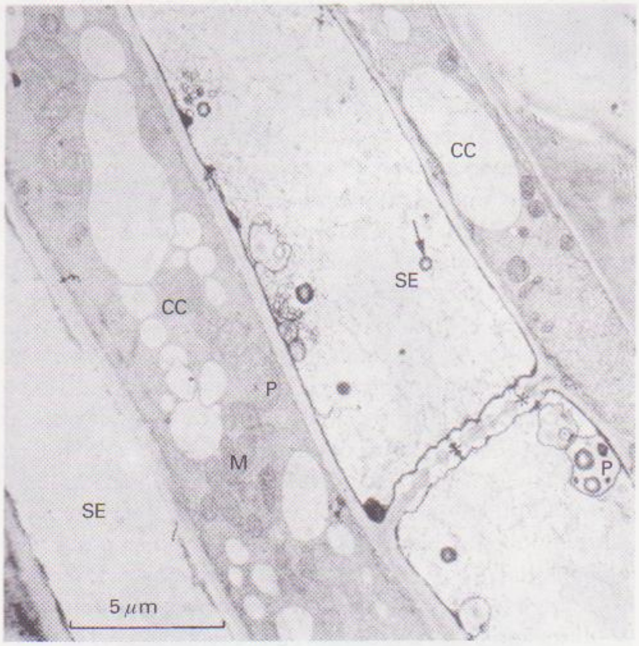


Figura 5-5. Micrografía electrónica de la sección longitudinal de elementos de los tubos (SE) y células de compañía (CC) de *Acer pseudoplatanus*. Los poros de la placa cribosa están obturados por calosa, mientras que la proteína floemática está dispersa en el lumen de los elementos cribosos. En éstos y en las células de compañía, de citoplasma más denso, se observan plastos (P), mitocondrias (M) y membranas de retículo endoplásmico liso. Reproducido de Wooding, F. B. P. en *Phloem*, Oxford University Press, 1971.

micas, ensanchadas por el lado del elemento criboso y con varias ramificaciones por el lado de la célula de compañía (Fig. 5-6). Estos plasmodesmos permiten el intercambio rápido y eficaz de sustancias entre las dos células.

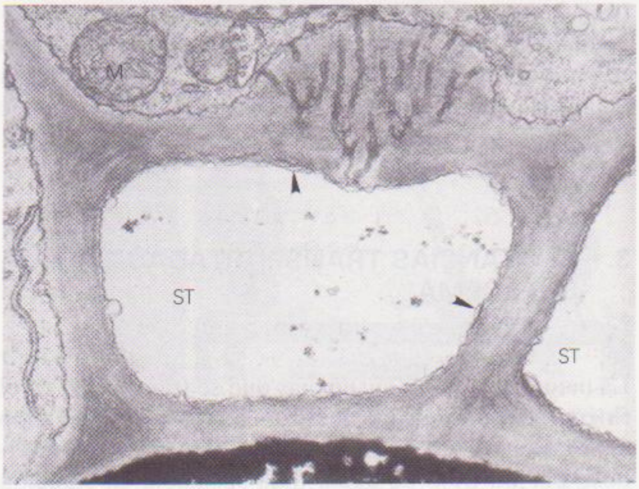


Figura 5-6. Plasmodesmo ramificado entre un tubo criboso (ST) y su célula de compañía. Reproducido de Russin, W. A. y Evert, R. F., *Amer J Botany* 72:1232-1247, 1985.

La interdependencia entre ambos tipos de células se refleja en su muerte simultánea, mientras las células parenquimáticas vecinas sobreviven, por lo que es frecuente considerarlas como un **complejo tubo criboso-célula de compañía**. Las células de compañía desempeñan funciones metabólicas, como la síntesis de proteínas, que no puede realizar el elemento criboso. Además, es probable que sus numerosas mitocondrias proporcionen ATP a los elementos cribosos. En las venas menores de las hojas, las células de compañía tienen un diámetro mayor que los tubos cribosos, y se cree que están implicadas en la carga de fotoasimilados; en el tallo, por el contrario, las células de compañía son mucho menores que los elementos del tubo.

En gimnospermas, estas funciones las desempeñan las **células albuminosas**. A diferencia de las células de compañía, no proceden de la misma célula madre que los elementos cribosos.

2.3. En las venas menores de las hojas hay diversos tipos de células de compañía

En las venas menores de las hojas, se distinguen varios tipos de células de compañía que difieren en su ultraestructura y en la frecuencia de conexiones plasmodésmicas con las células vecinas, excepción hecha del tubo criboso con el que siempre están profusamente conectadas.

Las **células de compañía ordinarias** son de paredes lisas, tienen varias vacuolas de pequeño tamaño y cloroplastos con membranas tilacoidales (Fig. 5-7).

Las **células de transferencia** son un tipo especializado de células de compañía que se caracteriza por la presencia de numerosas invaginaciones en la pared celular, especialmente en las zonas que no están en contacto con el elemento criboso (Fig. 5-8). Estas invaginaciones aumentan considerablemente la superficie de la membrana plasmática y, de este modo, la capacidad de tales células para acumular sustancias desde el apoplasto. Por lo demás, sus características citológicas son similares a las de las células de compañía ordinarias.

Estos dos tipos de células de compañía presentan muy pocas conexiones plasmodémicas con las células parenquimáticas vecinas, por lo que el complejo tubo criboso-célula de compañía no posee conexión simplástica con las restantes células del mesófilo.

Las **células intermediarias**, de mayor tamaño que las células de compañía ordinarias, presentan numerosas conexiones plasmodésmicas con las células vecinas, en particular con las de la vaina del haz, de tal modo que se establece una continuidad simplástica entre las células del mesófilo y los elementos conductores. Otras características de estas células son sus paredes lisas, la presencia de numerosos laberintos de retículo endoplásmico y la ausencia de cloroplastos y de granos de almidón.

La configuración de las venas menores en una espe-

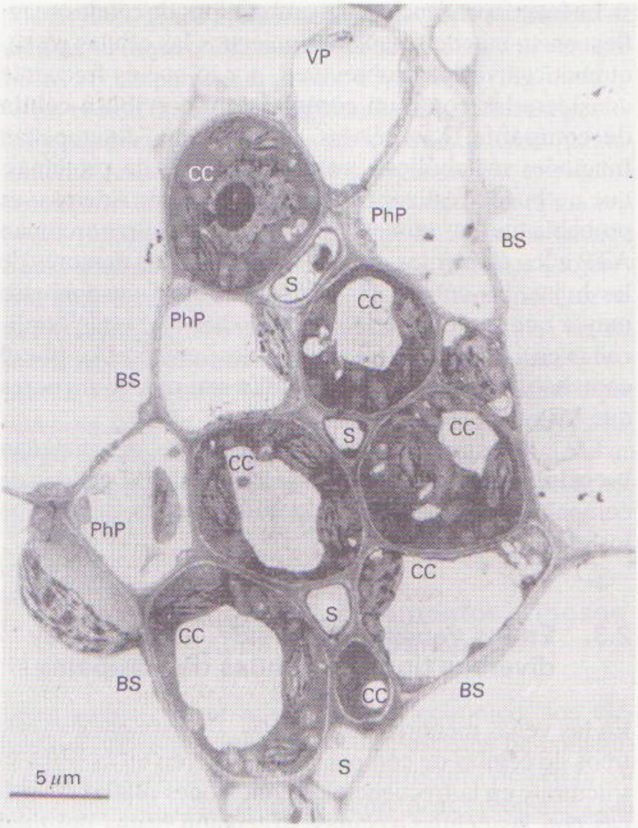


Figura 5-7. Micrografía de la sección transversal de una vena menor de la hoja de *Beta vulgaris*. Las células de compañía (CC), de mayor tamaño que los elementos cribosos (S), tienen un citoplasma denso en el que se observan cloroplastos y paredes de espesor uniforme. Se observan en la preparación células del parénquima floemático (PhP) y del parénquima vascular (VP). La vena está rodeada por las células de la vaina (BS). Reproducido de Evert, R. F. y Mierwa, R. J., 1986. (En Cronshaw, J., Lucas, W. J. y Giaquinta, R. T. (eds.), *Phloem Transport*. Alan R. Liss, New York.)

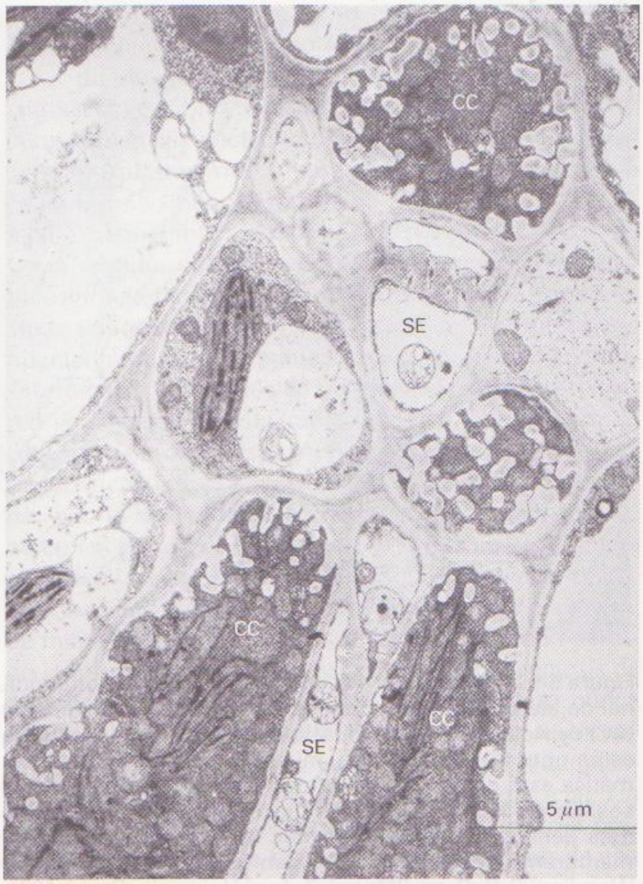


Figura 5-8. Micrografía electrónica de una sección transversal del floema de la hoja de remolacha azucarera. Las células de compañía (CC), de mayor tamaño que los elementos de los tubos (SE), tienen numerosas invaginaciones en las paredes. Reproducido de Wooding, F. B. P. en *Phloem*, Oxford University Press, 1971.

cie guarda relación con su clasificación taxonómica; además, esta característica está asociada con el modo de incorporación de los azúcares de transporte al tubo criboso. Las células intermediarias se encuentran en especies de familias poco evolucionadas (*Cucurbitaceae, Hydrangeaceae* y *Lamiaceae*, entre otras). En éstas, los azúcares se incorporan al tubo criboso por el simplasto (véase más adelante) y los azúcares de la familia de la rafinosa representan entre el 20 y el 80 % del total transportado. En las especies en que el complejo tubo criboso - célula de compañía no posee conexiones simplásticas, la sacarosa, que es la forma casi exclusiva del transporte de azúcares en estas especies, se incorpora a aquél desde el apoplasto. Se ha descrito la presencia de células de transferencia en familias originarias de zonas templadas y áridas en que predominan las plantas herbáceas, entre ellas algunas con numerosas especies cultivadas (*Fabaceae, Asteraceae, Balsaminaceae, Boraginaceae y Geraniaceae*, entre otras). El aislamiento simplástico del complejo tubo criboso-célula de compañía y la formación de células de transferencia se han producido evolutivamente en esta secuencia.

La relación entre la configuración de las venas menores y la taxonomía no es estricta, y en la familia *Scrophulariaceae* se encuentran especies con los tres tipos de configuración descritos. Además, en una misma planta pueden encontrarse al mismo tiempo células de transferencia y células intermediarias.

3. SUSTANCIAS TRANSPORTADAS EN EL FLOEMA

La naturaleza de las sustancias que se transportan en el floema se ha dilucidado analizando su contenido. Como las sustancias son arrastradas en el lumen del tubo criboso por un flujo de agua, toda sustancia en solución será transportada. Para determinar su composición, es necesario disponer de un volumen suficiente de fluido de floema no contaminado.

3.1. El fluido del floema se obtiene cortando los tubos cribosos

Como el contenido de los tubos cribosos se encuentra sometido a una presión positiva, se libera cuando aquéllos se cortan. De este modo, es posible obtener un volumen apreciable de fluido del floema en *Fraxinus sp.*, *Ricinus sp.*, diversas cucurbitáceas y muchas palmas, en que tal exudación se mantiene durante algunas horas o aun días (Fig. 5-9). En otros casos, el volumen de fluido obtenido es muy pequeño debido al sellado rápido de los tubos cortados por calosa. Este sellado puede evitarse aplicando un agente quelante (p. ej., EDTA) en la superficie de corte, ya que la síntesis de calosa precisa iones calcio. De este modo, aumenta considerablemente el volumen de exudado obtenido.

El principal inconveniente de este procedimiento de obtención es que el fluido recolectado está contaminado por el contenido de otras células que resultan también afectadas por el corte. Además, el corte del tubo criboso causa la extravasación rápida de su contenido y, como consecuencia, una disminución abrupta de la presión de turgencia, lo que provoca la entrada de agua desde las células vecinas y la dilución de su contenido.

3.2. Los áfidos permiten obtener fluido de floema sin contaminar

Es posible obtener fluido del floema sin contaminar por el contenido de las células vecinas con la colaboración involuntaria de los áfidos. Estos insectos insertan su estilete (piezas bucales) directamente en el interior de un elemento criboso, y se alimentan del fluido del floema que circula pasivamente por su tubo digestivo. Si se corta el estilete evitando que el áfido se mueva, el extremo del estilete continúa exudando durante varios días, obteniéndose así fluido sin contaminar de un único elemento criboso (Fig. 5-10). La inserción del estilete no desencadena el mecanismo de sellado de los tubos cribosos. El volumen de fluido que se obtiene de este modo es de hasta 5 μL por hora, cantidad muy pequeña desde el punto de vista analítico pero considerable desde el punto de vista celular. Representa aproximadamente 50.000 veces el volumen de un elemento criboso, lo que significa que éste se rellena ¡diez veces por segundo! Este valor demuestra la eficacia de los elementos cribosos para el transporte de un fluido en sentido longitudinal.

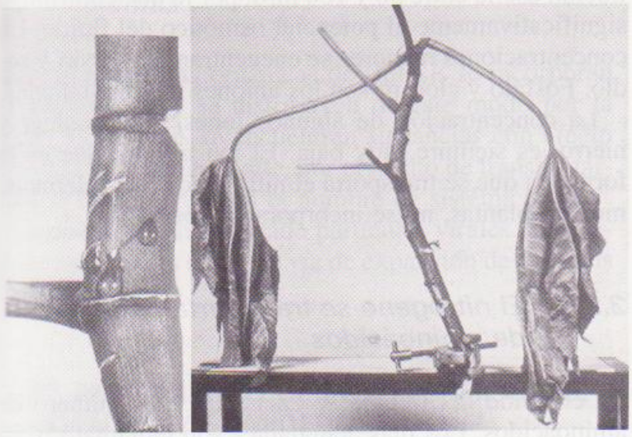


Figura 5-9. Exudación de fluido de floema en el tallo de *Ricinus communis* provocada por una incisión en la corteza. Esta exudación se produce aun cuando el tallo presenta un déficit hídrico acusado (fotografía de la derecha), lo que prueba la capacidad de los elementos cribosos para mantener la turgencia en estas condiciones. Reproducido de Milburn, J. A., *Planta,* 117:303-319, 1974.

3.3. Composición del fluido del floema

La composición del fluido del floema es muy variable, dependiendo de la especie, edad y estado fisiológico del tejido que se analiza. Presenta, sin embargo, una serie de características comunes en todos los casos, como son: un pH próximo a 8, superior al pH del citosol de las células del parénquima y mucho mayor que el pH del fluido de xilema, que oscila entre 5 y 6; un elevado contenido en materia seca, normalmente entre el 10 y el 25 %; un bajo peso molecular de las sustancias disueltas, que determina un potencial osmótico muy negativo de la solución, entre -1 y -3 MPa; y una viscosidad elevada, hasta dos veces superior a la del agua.

Los azúcares son el componente mayoritario del fluido del floema, ya que representan normalmente entre el 80 y el 90 % de la materia seca total. En cantidades menores se encuentran proteínas, aminoácidos y amidas, ácido málico y diversos aniones y cationes inorgánicos. También se encuentran fosfatos de nucleótidos, fundamentalmente ADP y ATP y, en concentraciones muy bajas, diversas hormonas vegetales, incluyendo auxinas, citoquininas, giberelinas y ácido abscísico. (Cuadro 5-1). El marcado isotópico ha permitido demostrar que la mayor parte de estas sustancias se transporta realmente en el lumen de los tubos cribosos, pero en algunos casos son componentes que se movilizan como consecuencia del corte del tubo criboso. Se cree que las proteínas del exudado, que incluyen varias enzimas y, mayoritariamente, proteína P, no se mueven en el tubo criboso intacto.

3.3.1. Los azúcares del floema no tienen carácter reductor

Sacarosa es normalmente el azúcar más abundante, en ocasiones el único, del fluido del floema. Se encuentran, asimismo, cantidades variables de azúcares de la serie de rafinosa (rafinosa, estaquiosa y verbascosa; Fig. 5-11). Desde el punto de vista estructural y biosintético, estos azúcares derivan de la sacarosa por la adición de moléculas de galactosa, y son particularmente

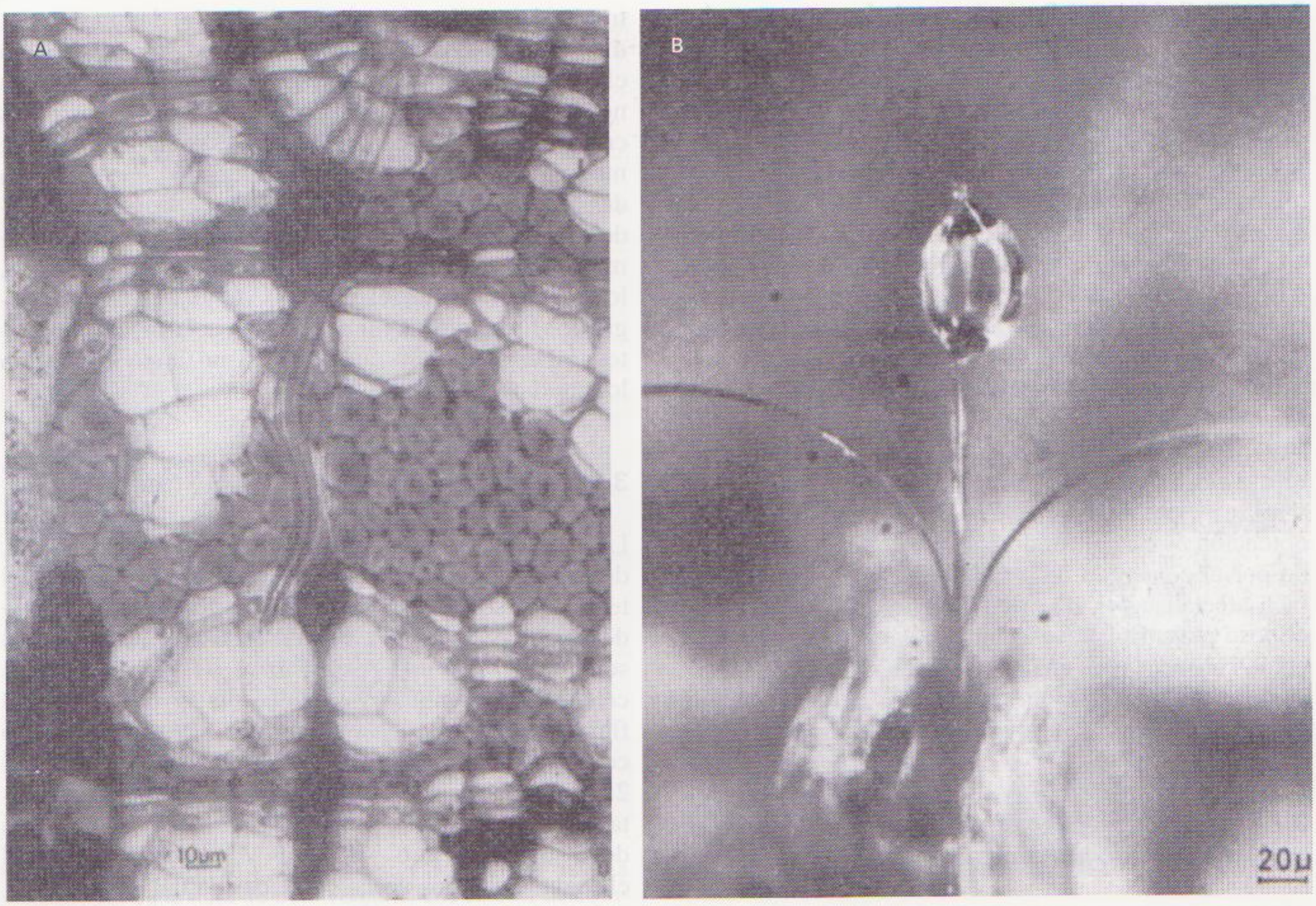


Figura 5-10. Extremo del canal maxilar de un áfido en el lumen de un tubo criboso (A) y exudación en el extremo de un estilete cortado (B). Reproducido de Zimmermann, M. H. y Milburn, J. A. en «Transport in Plants. I. Phloem Transport» «Encyclopedia of Plant Physiology», New Series, Vol.1. Springer-Verlag, Berlin, 1975 y Kollmann, R. y Dörr, I. *Zeitschrift Pflanzenphysiology,* 55:131-141, 1966.

abundantes en las plantas con células intermediarias en las venas de las hojas; en las cucurbitáceas, la estaquiosa es el azúcar mayoritario en el floema. En algunas familias se transportan, junto a sacarosa, alditoles como manitol (en la familia *Oleaceae*), sorbitol (especies leñosas de la familia *Rosaceae*) o dulcitol (*Celastraceae*).

Una característica de estos compuestos es su carácter no reductor, ya que los carbonos anoméricos (grupos aldehído y cetona) están combinados formando un enlace glucosídico. No se encuentran azúcares reductores, y se considera que las pequeñas cantidades de fructosa y glucosa detectadas a veces en el fluido del floema proceden de la contaminación de la muestra o de la hidrólisis de la sacarosa durante la extracción. No se conoce la razón por la que estos azúcares no se incorporan a los tubos cribosos.

3.3.2. El potasio es el elemento mineral más abundante

En todos los casos se encuentran cantidades variables, pero significativas, de cationes y aniones inorgánicos. El contenido en cationes es siempre más elevado, y la solución se equilibra eléctricamente por la contribución de aniones orgánicos, particularmente malato. El catión más abundante es invariablemente potasio; su concentración oscila entre 50 y 100 mM, por lo que contribuye significativamente al potencial osmótico del fluido. En concentraciones menores se encuentran magnesio y sodio. Fosfato y cloruro son los aniones más abundantes.

La concentración de algunos iones, como calcio y hierro, es siempre muy baja. El ion nitrato, que es la forma en que se transporta el nitrógeno en el xilema de muchas plantas, no se incorpora al floema.

3.3.3. El nitrógeno se transporta en forma de aminoácidos

En el fluido del floema se encuentra gran número de aminoácidos. Los más abundantes son glutamato o aspartato, bien en forma libre o como amidas (glutamina y asparagina). Ésta es también la forma en que se transporta el nitrógeno en el xilema de muchas especies.

El contenido en aminoácidos del fluido del floema varía ampliamente con la especie y el estado de desarrollo. Normalmente, su concentración oscila entre el

Cuadro 5-1. Composición química y características del exudado de floema de *Ricinus communis* y de *Yucca flaccida.* Tomado de Hall, S. M. y Baker, D. A., *Planta,* 106:131-140, 1972; y de Van Die, J. y Tammes, P. M. L. En: Zimmermann, M. H., y Milburn, A. J. (eds.), «Transport in Plants. I. Phloem Transport». «Encyclopedia of Plant Physiology», New Series, Vol. 1. Springer-Verlag. Berlin, pp. 196-222, 1975

	Ricinus communis	*Yucca flaccida*
Materia seca total (%)	10-12.5	17.1-19.1
Sacarosa (%)	8.0-10.6	15.0-18.0
Azúcares reductores (glucosa + fructosa) (%)	Ausentes	0.4-0.8
Hexosas-fosfato	—	Trazas
Aminoácidos y amidas (molar)	0.037	0.05-0.08
Ureidos	—	Trazas
Proteína total (%)	0.15-0.22	0.05-0.08
Ácidos orgánicos (mEq · L^{-1})	30-47	ca. 7.0
Fosfato (mEq · L^{-1})	7.4-11.4	
Sulfato (mEq · L^{-1})	0.5-1.0	
Cloruro (mEq · L^{-1})	10-19	
Nitrato (mEq · L^{-1})	Ausente	
Bicarbonato (mEq · L^{-1})	1.7	
Potasio (mEq · L^{-1})	60-122	
Sodio (mEq · L^{-1})	2-12	
Calcio (mEq · L^{-1})	1.0-4.6	
Magnesio (mEq · L^{-1})	9-10	
Amonio (mEq · L^{-1})	1.6	
Auxinas (milimolar)	0.6×10^{-4}	
Giberelinas (milimolar)	0.67×10^{-5}	
Citoquininas (milimolar)	0.52×10^{-4}	
ATP (milimolar)	0.40-0.60	
pH	8.0-8.2	8.0-8.2
Conductividad	1.32 mS · m^{-1} (a 18 °C)	
Potencial osmótico	−1.42 a −1.52 MPa	
Viscosidad	1.34×10^{-3} N · s · m^{-2} (a 20 °C)	

0.2 y el 0.5 %, pero durante la senescencia de las hojas puede aumentar hasta el 5 %.

3.3.4. *En el fluido del floema se encuentran sustancias no producidas por las plantas*

Algunas moléculas orgánicas de síntesis se incorporan al tubo criboso y se distribuyen de este modo por la planta. Entre ellas se encuentran sustancias con efecto herbicida o plaguicida que, por el hecho de transportarse en el floema, reciben el nombre de sistémicos.

También se han detectado partículas virales. El floema es, en muchos casos, la vía de expansión de los virus en la planta.

4. EL MOVIMIENTO DE FOTOASIMILADOS. FUENTES Y SUMIDEROS

El transporte en el floema tiene lugar desde las fuentes a los sumideros.

Las **fuentes** son órganos en que los azúcares se incorporan al tubo criboso. Ello implica la síntesis de formas de transporte, comúnmente **sacarosa**, y la disponibilidad de carbohidratos en cantidad superior a la necesaria para cubrir las necesidades metabólicas. Éstos pueden proceder directamente de la fotosíntesis (p. ej., en las hojas adultas) o de la movilización de reservas acumuladas anteriormente.

Los **sumideros** son órganos «importadores» de carbohidratos, en los que se produce la salida de azúcares del tubo criboso. Estos azúcares pueden ser utilizados en el metabolismo y el crecimiento (sumideros consuntivos) o almacenarse como reservas (sumideros de almacenamiento). En algunos sumideros, las reservas tienen la misma estructura química que el azúcar de transporte. Ejemplos característicos son muchos frutos, los entrenudos de la caña de azúcar y la raíz napiforme de remolacha, que acumulan grandes cantidades de sacarosa. En otros casos, las sustancias acumuladas son diferentes a la forma de transporte, y pueden ser de menor peso molecular (glucosa es el azúcar más abundante del fruto de la vid) o de peso molecular más elevado (almidón es la forma de almacenamiento en los tubérculos de patata y en los cotiledones y el endospermo de muchas semillas).

El hecho de que, en algunos casos, el transporte tenga lugar hacia órganos con una concentración de sacarosa superior a la de los órganos fuente (las hojas) demuestra que, más que la concentración, es la capacidad de acumular o tomar azúcares de los tubos cribosos el

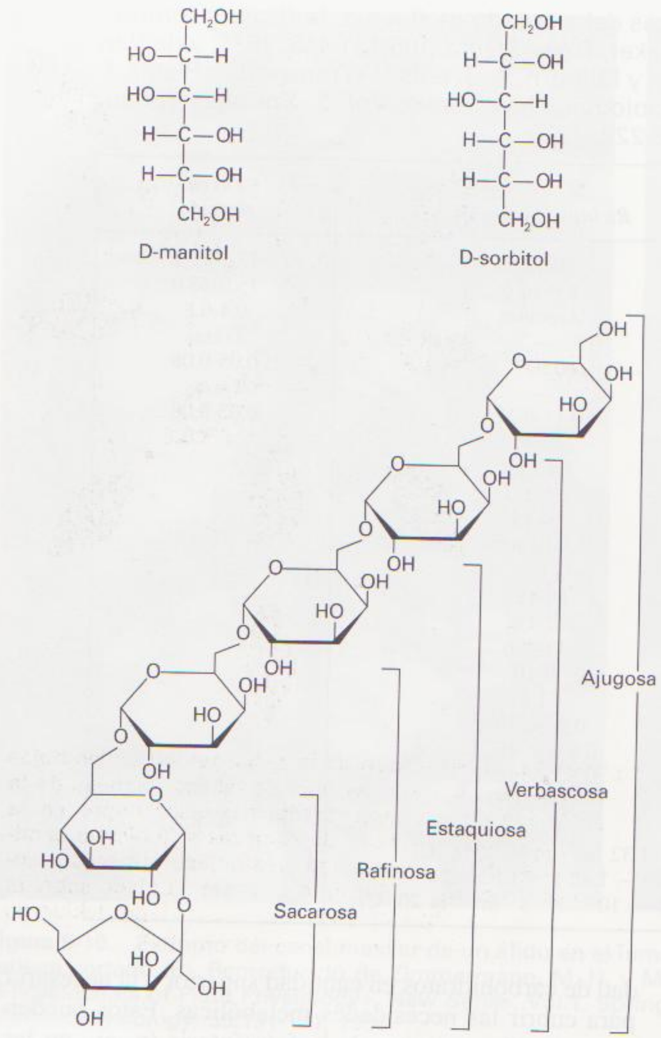


Figura 5-11. Estructura química de los azúcares y algunos hexitoles (manitol y sorbitol) transportados en el floema. Característica común de estas sustancias es su carácter no reductor.

factor que determina que un órgano se comporte como fuente o como sumidero.

4.1. La posición de fuentes y sumideros varía durante la ontogenia

Durante las etapas iniciales de su formación, todos los órganos actúan como sumideros, y su desarrollo depende de los carbohidratos que reciben del resto de la planta. Posteriormente, algunos órganos presentan un cambio en su conducta y se comportan como fuentes, convirtiéndose en exportadores netos de carbohidratos. Otros órganos, por el contrario, no pasan nunca a fuente. Son los llamados sumideros irreversibles. Los frutos son un ejemplo característico de este comportamiento. A pesar del elevado contenido en sacarosa de muchos de ellos, ésta no puede ser recuperada por la planta madre en ninguna circunstancia.

La transición de sumidero a fuente ha sido bien estudiada en las hojas. En las hojas simples de las dicotiledóneas, se inicia cuando la hoja no ha completado aún su expansión. Inicialmente, las regiones marginales de la hoja, de más edad, comienzan a exportar azúcares, mientras que las zonas basales, más jóvenes, actúan todavía como sumideros. En estos momentos, estas regiones reciben azúcares tanto desde las zonas marginales como, por el pecíolo, del resto de la planta. Cuando la hoja alcanza una superficie de aproximadamente la mitad de la definitiva, se completa la transición y se convierte en exportadora neta. Esta transición implica cambios bioquímicos y estructurales. Aumenta la actividad de las enzimas que sintetizan sacarosa y disminuye la de las enzimas degradativas. Por tanto, se produce un aumento de la concentración de ese azúcar. Al mismo tiempo, se produce un cambio en el comportamiento del floema, que acumula sacarosa en vez de liberarla, lo que coincide en muchos casos con el aislamiento simplástico de los tubos cribosos. Un proceso similar ocurre en la raíz napiforme de muchas plantas bienales. Durante el primer año, de crecimiento vegetativo, estas plantas acumulan carbohidratos de reserva en la raíz. Durante el segundo año, en que tiene lugar la floración y fructificación, los carbohidratos de la raíz se movilizan hacia el tallo.

Estos cambios en el comportamiento se traducen en cambios en el sentido del transporte. En el tallo de las plantas bienales, es basípeto (del tallo hacia la raíz) durante el primer año y acrópeto (de la raíz hacia el tallo) durante el segundo. En el pecíolo de las hojas se observa un cambio similar en el sentido del transporte ligado al desarrollo, inicialmente hacia la lámina y posteriormente hacia el tallo. No existe, por tanto, una polaridad en el transporte del floema.

4.2. Las relaciones entre fuentes y sumideros dependen de la distancia y las conexiones vasculares

El movimiento de los fotoasimilados en la planta está determinado por la situación de las fuentes y los sumideros. En general, los sumideros son alimentados desde las fuentes más próximas; así, los ápices caulares y las hojas en desarrollo reciben la mayor parte de los metabolitos desde las hojas situadas en la región apical del vástago, mientras que las raíces los reciben desde las hojas más basales. Las hojas situadas en las regiones centrales del tallo exportan tanto hacia el ápice del mismo como hacia las raíces (Fig. 5-12). Esto determina que el movimiento neto de los azúcares sea acrópeto en las regiones apicales y basípeto en las regiones basales. Los flujos de transporte cambian durante la ontogenia de la planta al hacerlo la posición de las fuentes y los sumideros, y pueden ser manipulados experimentalmente. De este modo, la ablación de las hojas de la región apical del tallo aumenta el transpor-

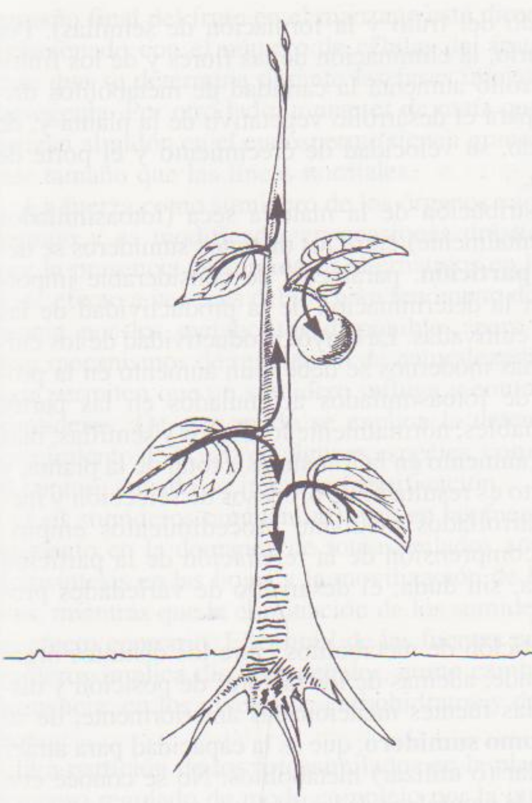


Figura 5-12. Direcciones predominantes del transporte de los fotoasimilados en la planta. Durante el desarrollo vegetativo, el transporte tiene lugar hacia los ápices del tallo y la raíz. Durante la fructificación, los frutos acumulan la mayor parte de los azúcares exportados desde las hojas próximas.

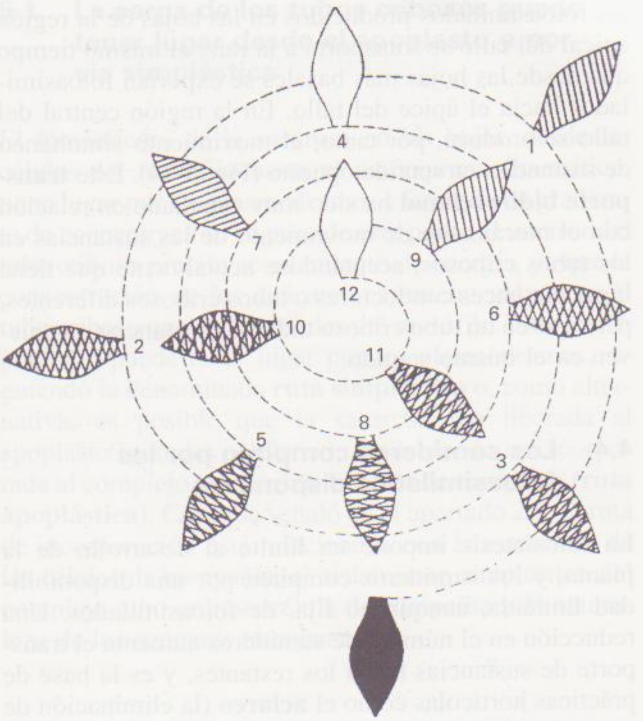


Figura 5-13. Distribución de la radiactividad en las hojas en desarrollo del ápice del tallo de tabaco después de la presentación de una hoja adulta (de color negro en la figura) con $^{14}CO_2$. El grado de sombreado indica la cantidad relativa de ^{14}C acumulado. Las hojas, numeradas según el orden en que se formaron, se han dibujado sobre la espiral genética; obsérvese la filotaxis 3/8. Reproducido de Shiroga *et al., Can J Botany* 39:855-864, 1961.

te hacia el ápice desde las hojas situadas en posición más basal.

El movimiento de los fotoasimilados es facilitado por la existencia de conexiones vasculares directas entre los órganos. Como en el tallo los tubos cribosos están próximos a la superficie y orientados longitudinalmente respecto al eje del mismo, las relaciones nutricionales son más intensas entre los órganos situados en el mismo ortóstico que entre órganos más próximos pero situados en ortósticos distintos. Un ejemplo de la importancia de este factor en el transporte se presenta en la Figura 5-13. Cuando se presenta una hoja adulta próxima al ápice del tallo con $^{14}CO_2$, los azúcares marcados se acumulan en los primordios foliares del mismo ortóstico y de ortósticos vecinos, pero apenas en los primordios formados en la parte opuesta del tallo.

4.3. No hay una relación específica entre fuentes y sumideros

Los elementos conductores del floema forman una red muy compleja que interconecta los distintos órganos de la planta. Junto a los flujos principales de transporte descritos coexisten otros, normalmente de menor importancia cuantitativa, pero que, en determinadas circunstancias, pueden convertirse en la ruta preponderante del transporte. No existe una relación específica entre fuentes y sumideros, y un sumidero puede ser suministrado simultánea o alternativamente desde varias fuentes.

El movimiento tangencial de los solutos en el tallo es posible por la existencia de interconexiones, denominadas **anastomosis,** que son particularmente abundantes en los nudos. Estas interconexiones permiten la transferencia lateral de sustancias entre haces conductores y tubos cribosos, lo que facilita el movimiento de un lado a otro de la planta. Normalmente, el transporte por las anastomosis es de pequeña cuantía, pero aumenta considerablemente cuando el transporte en sentido longitudinal es bloqueado por alguna circunstancia (p. ej., una lesión). Ello es esencial para la supervivencia de las monocotiledóneas perennes (palmas), que no presentan crecimiento secundario y en las que el sistema conductor permanece funcional durante varias decenas de años, pues permite paliar el bloqueo del transporte en una región del tallo.

Un hecho repetidamente observado y confirmado mediante la utilización de marcadores es que parte de los fotoasimilados producidos en las hojas de la región apical del tallo se transporta a la raíz, al mismo tiempo que desde las hojas más basales se exportan fotoasimilados hacia el ápice del tallo. En la región central del tallo se produce, por tanto, el movimiento simultáneo de sustancias en sentido opuesto (Fig. 5-14). Este **transporte bidireccional** ha sido muy estudiado en relación con el mecanismo de movimiento de las sustancias en los tubos cribosos, aceptándose actualmente que tiene lugar por haces conductores o tubos cribosos diferentes, pero que en un tubo criboso todas las sustancias se mueven en el mismo sentido.

4.4. Los sumideros compiten por los fotoasimilados disponibles

La fotosíntesis impone un límite al desarrollo de la planta, y los sumideros compiten por una disponibilidad limitada, aunque no fija, de fotoasimilados. Una reducción en el número de sumideros aumenta el transporte de sustancias hacia los restantes, y es la base de prácticas hortícolas como el **aclareo** (la eliminación de parte de los frutos en desarrollo aumenta la velocidad de crecimiento y el tamaño final de los restantes) o el **despuntado** (al eliminar el ápice de los brotes, se reduce el consumo de metabolitos en el desarrollo vegetativo, lo que favorece los procesos reproductivos como el cuajado del fruto y la formación de semillas). Por el contrario, la eliminación de las flores y de los frutos en desarrollo aumenta la cantidad de metabolitos disponible para el desarrollo vegetativo de la planta y, de este modo, su velocidad de crecimiento y el porte de la planta.

La distribución de la materia seca (fotoasimilados fundamentalmente) entre los distintos sumideros se denomina **partición**, parámetro de considerable importancia en la determinación de la productividad de las especies cultivadas. La mayor productividad de los cultivares más modernos se debe a un aumento en la proporción de fotoasimilados acumulados en las partes aprovechables, normalmente los frutos y semillas, más que a un aumento en la fotosíntesis total de la planta, y este efecto es resultado de procesos de selección y mejora desarrollados mediante procedimientos empíricos. La comprensión de la regulación de la partición facilitaría, sin duda, el desarrollo de variedades productivas.

La partición de metabolitos entre los distintos órganos depende, además de los factores de posición y distancia a las fuentes mencionadas anteriormente, de su **fuerza como sumidero**, que es la capacidad para atraer y acumular (o utilizar) metabolitos. No se conoce con precisión la naturaleza de los factores que determinan la fuerza de los sumideros, si bien hay pruebas de la implicación de factores anatómicos y metabólicos. Así, el

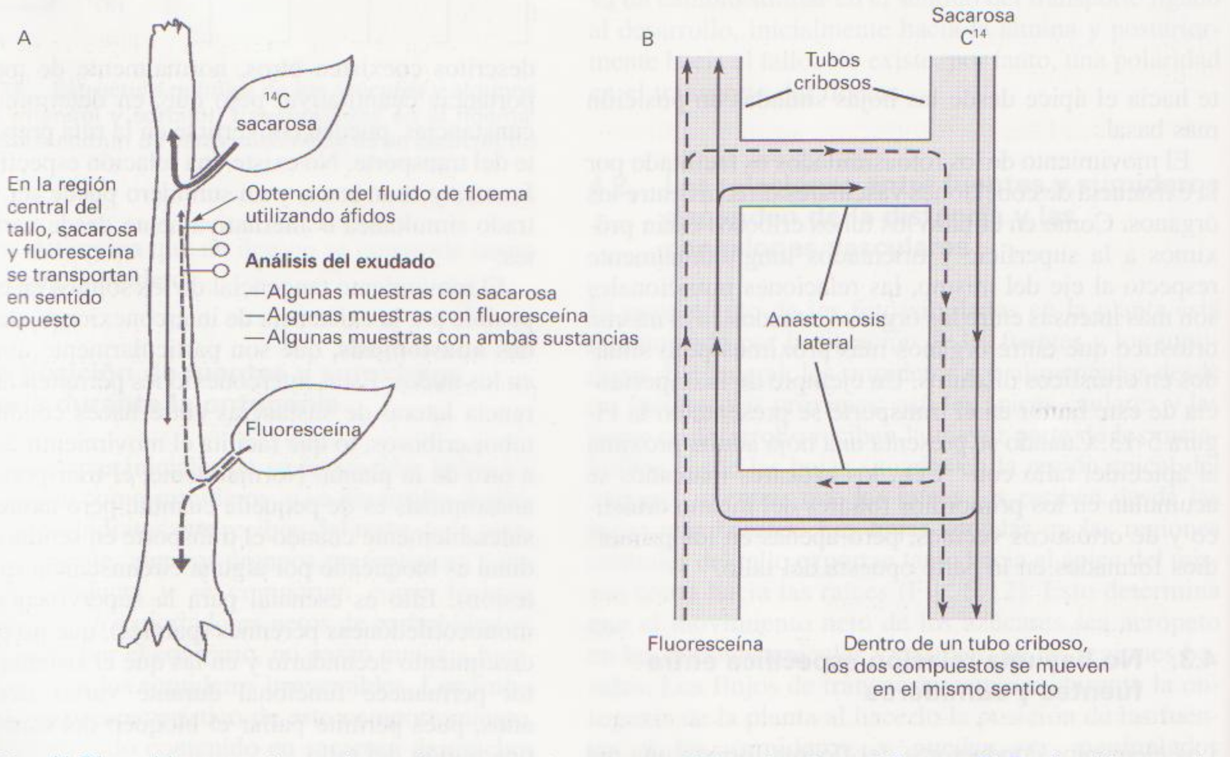

A
^{14}C
sacarosa
En la región central del tallo, sacarosa y fluoresceína se transportan en sentido opuesto
Obtención del fluido de floema utilizando áfidos
Análisis del exudado
—Algunas muestras con sacarosa
—Algunas muestras con fluoresceína
—Algunas muestras con ambas sustancias
Fluoresceína
B
Sacarosa
C^{14}
Tubos cribosos
Anastomosis lateral
Fluoresceína
Dentro de un tubo criboso, los dos compuestos se mueven en el mismo sentido

Figura 5-14. A) Dispositivo experimental para demostrar el transporte bidireccional en el floema. B) Explicación para la presencia simultánea de ambas sustancias en el exudado de un elemento criboso, compatible con el transporte unidireccional de todas las sustancias en el mismo.

tamaño final del fruto en el manzano está directamente relacionado con el número de células del fruto, factor éste que se determina durante las fases iniciales de su ontogenia. Por otro lado, mutantes de maíz que no sintetizan almidón en el endospermo tienen granos de menor tamaño que las líneas normales.

La fuerza como sumidero de los órganos varía con el tiempo y es modificada, en ocasiones drásticamente, por la presencia de sumideros alternativos en la planta. Este efecto a veces es debido a un fenómeno de competencia por los metabolitos disponibles, pero también hay mecanismos de regulación de naturaleza hormonal que permiten que un sumidero influya y controle otros sumideros. De este modo se explica la detención del crecimiento de la raíz en algunas especies, como tomate y pepino, cuando se inicia la fructificación.

Los sumideros también influyen en las fuentes, y un aumento en la demanda de fotoasimilados aumenta la fotosíntesis en las hojas y la movilización de las reservas, mientras que la eliminación de los sumideros tiene el efecto contrario. El control de las fuentes por los sumideros implica distintas señales, como cambios en la turgencia, en los niveles de carbohidratos y de hormonas.

La partición de los fotoasimilados en la planta es un proceso regulado de modo complejo por la interacción entre sumideros, de éstos con las fuentes y, probablemente, por la vía de transporte.

5. MECANISMO DE TRANSPORTE

El movimiento de fotoasimilados en la planta comprende tres procesos:

a) En las fuentes, los azúcares se transportan del lugar de síntesis a las venas menores donde se incorporan a los tubos cribosos, proceso que se denomina **carga del floema**. El transporte de los azúcares hasta el haz conductor es un proceso a corta distancia que, en las hojas, rara vez implica un recorrido superior a tres o cuatro veces el diámetro de las células (varias décimas de milímetro). En algunos órganos, este desplazamiento lateral puede ser de unos pocos centímetros.

b) Los azúcares y las sustancias incorporadas al tubo criboso son exportados en su lumen hacia los sumideros. Es un transporte a larga distancia, de hasta varios metros en ocasiones.

c) En los sumideros se produce la **descarga del floema**, proceso inverso al de carga, y las sustancias liberadas se incorporan a las células.

Estos procesos están relacionados mecanísticamente, pues la carga y la descarga de los tubos cribosos producen la fuerza para el movimiento del agua a larga distancia que tiene lugar en su lumen.

5.1. La carga de los tubos cribosos puede tener lugar desde el apoplasto o por vía simplástica

El movimiento de la sacarosa en las hojas, desde las células del mesófilo hasta el parénquima floemático, tiene lugar por los plasmodesmos a favor de un gradiente de concentración. El paso de este punto al interior del tubo criboso precisa acoplamiento de energía, ya que la concentración de los azúcares es mucho mayor en el tubo criboso que en las células del mesófilo. Esta incorporación puede tener lugar por los plasmodesmos, siguiendo la denominada **ruta simplástica** o, como alternativa, es posible que la sacarosa sea liberada al apoplasto (paredes celulares), desde donde es incorporada al complejo tubo criboso-célula de compañía (**ruta apoplástica**). Como se señaló en el apartado 2.3, la ruta de incorporación está relacionada con la estructura de las células de compañía, el aislamiento simplástico del complejo tubo criboso-célula de compañía y la naturaleza de los azúcares transportados.

5.1.1. La carga apoplástica implica dos procesos de transporte a través de membranas

En la carga del floema por la ruta apoplástica, la molécula de sacarosa ha de atravesar el plasmalema en dos ocasiones: al ser liberada al apoplasto y, de nuevo, al incorporarse al complejo tubo criboso-célula de compañía (Fig. 5-15).

No se conoce con precisión el lugar ni el modo de liberación de la sacarosa al apoplasto. Por consideraciones anatómicas, es probable que tenga lugar en la inmediata vecindad de los tubos cribosos, desde las células de la vaina o del parénquima floemático, mediante un proceso de difusión facilitada estimulado por la presencia de K^+ en concentraciones relativamente bajas. Desde el apoplasto, la sacarosa se incorpora al complejo tubo criboso-célula de compañía mediante un cotransporte con protones. En este proceso, el movimiento de protones a favor de su gradiente de potencial químico proporciona la energía para el movimiento de sacarosa contra su gradiente de concentración (al ser una molécula sin carga, el gradiente de potencial químico viene dado por el gradiente de concentración).

Diversas observaciones experimentales prueban que éste es el mecanismo probable de carga en especies como *Vicia faba, Beta vulgaris y Zea mays*, en las que el complejo tubo criboso-célula de compañía no posee conexiones simplásticas y transporta sacarosa. En estas especies:

a) Se encuentra sacarosa en el apoplasto de las hojas.

b) Cuando se añade sacarosa marcada al apoplasto de las hojas, este azúcar se incorpora a los tubos

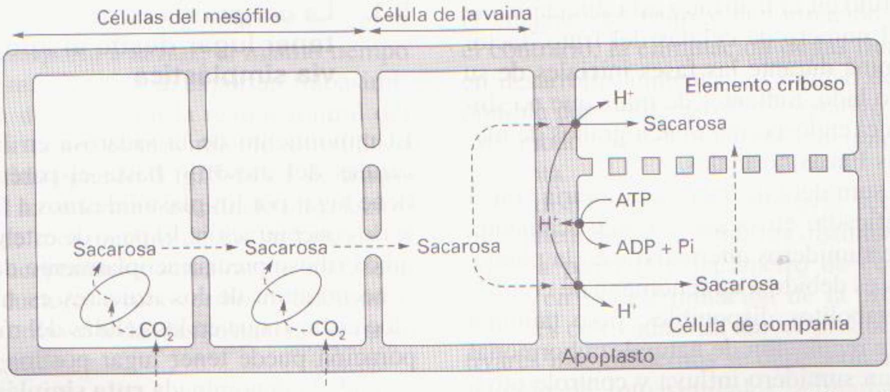


Figura 5-15. Modelo del mecanismo de carga apoplástica del floema. La sacarosa se difunde (línea de trazos) por el simplasto desde el mesófilo hasta las células de la vaina, donde se libera al apoplasto. De allí, es incorporada al elemento criboso y la célula de compañía en contra de su gradiente de concentración mediante un cotransporte con protones. El gradiente de protones necesario es producido por una bomba de protones (ATP-asa de membrana).

cribosos y se exporta desde las hojas de modo similar a la sacarosa endógena.

c) La aplicación de ácido paracloromercuribencenosulfónico (PCMBS), reactivo «no permeante» (y que, por tanto, no se incorpora al citoplasma) que bloquea el transporte de sacarosa a través de las membranas, inhibe el transporte desde las hojas tanto de la sacarosa endógena como de la aplicada exógenamente (Fig. 5-16).

Este comportamiento es compatible con la existencia de una etapa apoplástica en la carga del floema.

5.1.2. En plantas con células intermediarias la carga es probablemente simplástica

En especies con células intermediarias como *Coleus blumei*, *Ipomea tricolor* y *Cucurbita pepo*, la incorporación de los fotoasimilados en las venas menores y la exportación desde las hojas es insensible a la aplicación del inhibidor PCMBS (véase Fig. 5-16), lo que indica que los azúcares producidos en la fotosíntesis no se incorporan al tubo criboso desde el apoplasto. Como en estas especies las células intermediarias presentan numerosas conexiones citoplasmáticas con las células de la vaina, se supone que esta incorporación tendría lugar por los plasmodesmos en el simplasto.

No se conoce con certeza cómo se produce la incorporación de los azúcares en los tubos cribosos de estas plantas. En ellos se encuentra, junto a sacarosa, una elevada proporción de azúcares de la serie de rafinosa. Se cree que la compartimentación de la síntesis de estas sustancias podría aportar energía para la carga de los azúcares en los tubos cribosos con una concentración mayor que la que presentan en las células del mesófilo. De acuerdo con el esquema de la Figura 5-17, la sacarosa, sintetizada en el mesófilo, se desplazaría por los plasmodesmos a favor de gradiente hasta las células intermediarias. En éstas, se utilizaría en la síntesis de rafinosa, estaquiosa y otros azúcares, de mayor peso molecular, que pasarían por los plasmodesmos al tubo criboso pero no podrían retornar al mesófilo, lo que requeriría que el límite de exclusión de los plasmodesmos entre las células de la vaina y las células intermediarias fuera inferior al valor normal (el límite de exclusión de los plasmodesmos es normalmente del orden de 1000

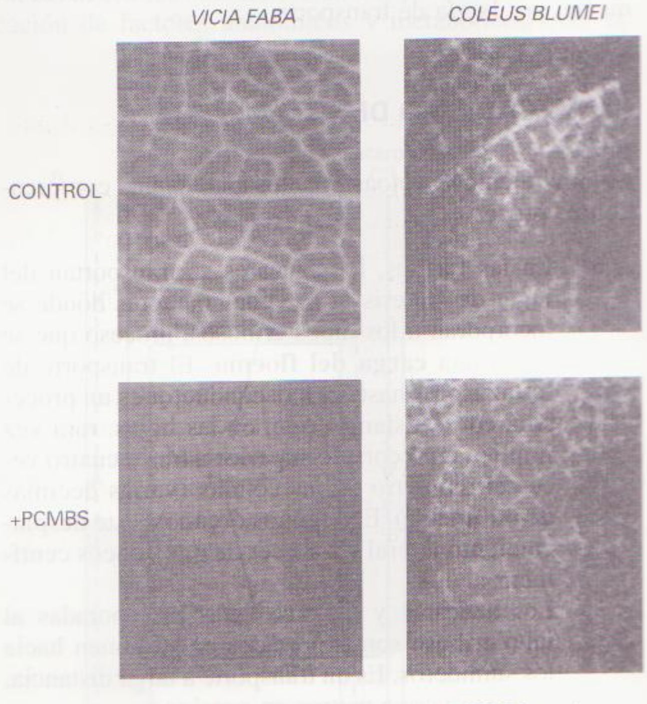


Figura 5-16. Efecto de la infiltración con PCMBS en la acumulación de fotoasimilados en las venas menores de *Vicia faba* y de *Coleus blumei*. Autorradiografías realizadas a los 10 min (*Vicia*) y 20 min (*Coleus*) desde la presentación con $^{14}CO_2$. La acumulación en las venas menores, que provoca las regiones blancas en la autorradiografía, es inhibida por PCMBS en *Vicia* (carga apoplástica) pero no en *Coleus* (carga simplástica). Reproducido de Bourquin, S. *et al.*, *Plant Physiol*, 92:97-102, 1990 y Turgeon, R. y Gowan, E., *Plant Physiol*, 94:1244-1249, 1990.

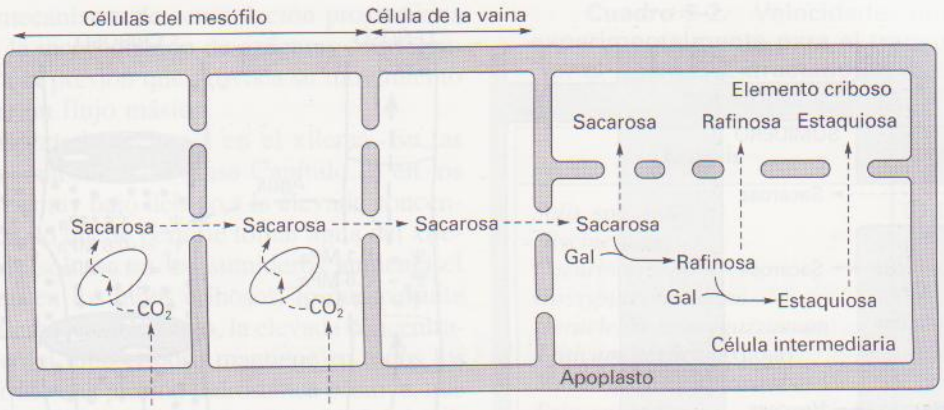


Figura 5-17. Modelo del mecanismo de carga simplástica del floema. La sacarosa se mueve por difusión (línea de trazos) hasta la célula intermediaria, donde se utiliza en la síntesis de rafinosa, estaquiosa, etc., manteniéndose de este modo el gradiente de concentración necesario para su movimiento. Los azúcares sintetizados (y también sacarosa) pasan al elemento criboso, pero no difunden hacia la vaina porque el canal de estos plasmodesmos es demasiado estrecho.

Da; el peso molecular de rafinosa y estaquiosa es, respectivamente, 504 y 666 Da).

Según este esquema, que en varios aspectos no ha sido confirmado experimentalmente, la síntesis de oligosacáridos mantendría el gradiente de difusión necesario para el transporte de sacarosa y otros precursores. El mecanismo de trampa molecular descrito provocaría la acumulación de azúcares y generaría la turgencia necesaria para el transporte en el tubo criboso.

5.2. No hay un mecanismo de descarga único

Los fotoasimilados transportados en los tubos cribosos se descargan en los sumideros, donde se incorporan en las células. Los sumideros son de naturaleza muy variada, pues incluyen órganos vegetativos en crecimiento (ápices del tallo y raíz; hojas en desarrollo), órganos de almacenamiento y reproductivos (frutos y semillas). Esta variabilidad funcional se acompaña de diferencias marcadas en la estructura de los tejidos en los puntos de descarga y en el grado de conexión plasmodésmica con las células de transporte.

Del mismo modo que en el proceso de carga, estas diferencias estructurales determinan la existencia de distintos mecanismos de descarga (Fig. 5-18).

5.2.1. *La descarga en los órganos vegetativos es simplástica*

En los órganos vegetativos en crecimiento, el floema primario, en diferenciación continua, presenta numerosas conexiones plasmodésmicas con las células indiferenciadas del procambium y las del parénquima vecinas. La descarga de los fotoasimilados es predominantemente simplástica, moviéndose la sacarosa a favor de un gradiente de concentración mantenido merced a su utilización en la respiración y la síntesis de componentes estructurales de las células en crecimiento.

Este tipo de descarga se da en el ápice del tallo y la raíz y en la mayor parte de las hojas en desarrollo.

5.2.2. *En algunos órganos de reserva la descarga es apoplástica*

En el parénquima de reserva del tallo de la caña de azúcar (*Saccharum officinarum*) y la raíz de remolacha azucarera (*Beta vulgaris*), la sacarosa se libera al apoplasto desde el complejo tubo criboso-célula de compañía. En la raíz de remolacha, esta sacarosa se acumula en las células del parénquima, manteniéndose así el gradiente de concentración necesario para su descarga continuada. En el tallo de la caña de azúcar, la sacarosa liberada al apoplasto es hidrolizada por una invertasa de pared, lo que mantiene el gradiente necesario para su descarga. La glucosa y la fructosa se incorporan a las células del parénquima, donde se utilizan en la síntesis de sacarosa. Esta sacarosa, igual que en la raíz de remolacha, se almacena en las vacuolas de estas células.

5.2.3. *En las semillas en desarrollo la descarga es simplástica, seguida por una etapa apoplástica*

La descarga de los tubos cribosos en los frutos y en las cubiertas seminales tiene lugar en el simplasto. En algunos frutos, los azúcares liberados pueden transportarse por el simplasto varias filas de células, a una distancia de hasta varios centímetros, hasta su acumulación en las vacuolas de tejidos especializados.

La mayor parte de los azúcares descargados en las cubiertas seminales se utiliza en el desarrollo del embrión. Éste no tiene conexiones plasmodésmicas con los tejidos maternos, por lo que los azúcares, después de

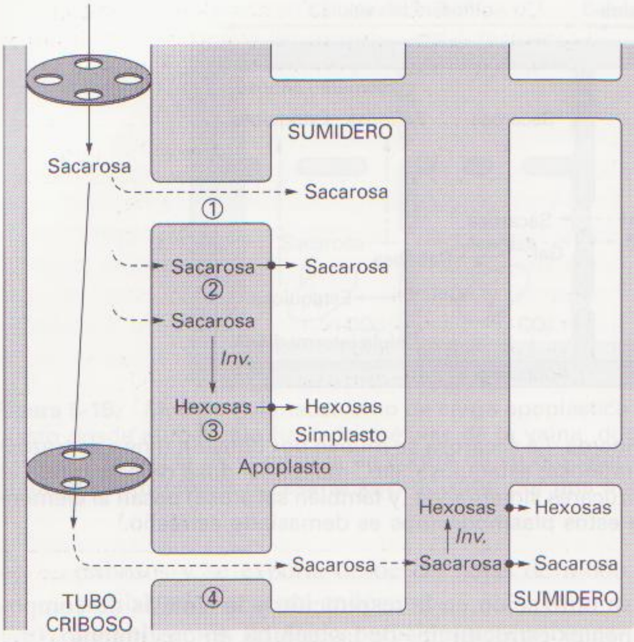

Sacarosa
①
Sacarosa
SUMIDERO
Sacarosa
Sacarosa
②
Sacarosa
Inv.
Hexosas
Hexosas
③
Simplasto
Apoplasto
Hexosas
Hexosas
Inv.
Sacarosa
Sacarosa
Sacarosa
④
SUMIDERO
TUBO CRIBOSO

Figura 5-18. Tipos de descarga en los sumideros: 1, descarga simplástica; 2, descarga apoplástica; 3, descarga apoplástica con hidrólisis por la invertasa de pared (Inv.); 4, descarga simplástica seguida por liberación al apoplasto.

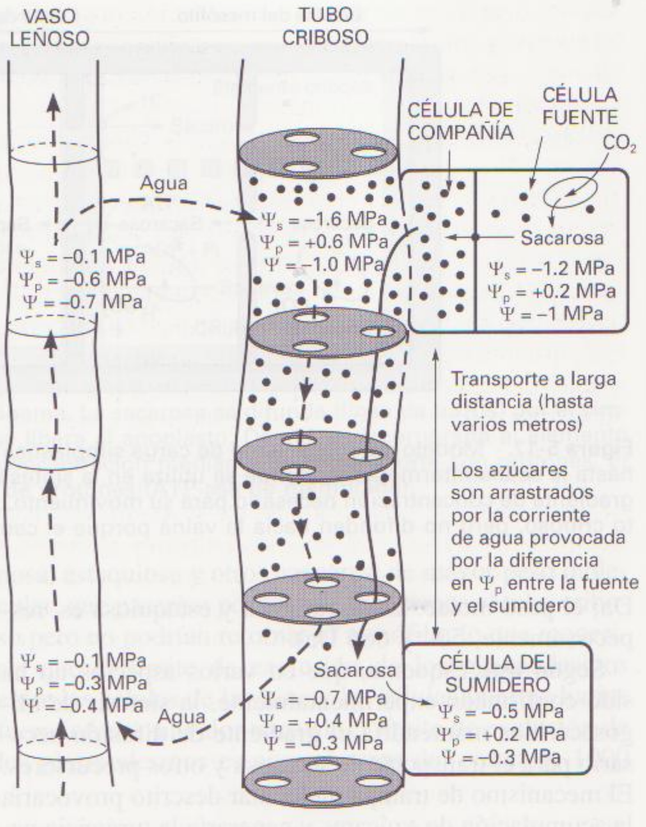

VASO LEÑOSO
TUBO CRIBOSO
CÉLULA DE COMPAÑÍA
CÉLULA FUENTE
CO_2
Agua
Ψ_s = −1.6 MPa
Ψ_p = +0.6 MPa
Ψ = −1.0 MPa
Ψ_s = −0.1 MPa
Ψ_p = −0.6 MPa
Ψ = −0.7 MPa
Sacarosa
Ψ_s = −1.2 MPa
Ψ_p = +0.2 MPa
Ψ = −1 MPa
Transporte a larga distancia (hasta varios metros)
Los azúcares son arrastrados por la corriente de agua provocada por la diferencia en Ψ_p entre la fuente y el sumidero
CÉLULA DEL SUMIDERO
Sacarosa
Ψ_s = −0.1 MPa
Ψ_p = −0.3 MPa
Ψ = −0.4 MPa
Agua
Ψ_s = −0.7 MPa
Ψ_p = +0.4 MPa
Ψ = −0.3 MPa
Ψ_s = −0.5 MPa
Ψ_p = +0.2 MPa
Ψ = −0.3 MPa

Figura 5-19. Diagrama esquemático de transporte en los tubos cribosos. La acumulación de azúcares (sacarosa) en las fuentes provoca la acumulación de agua por un proceso osmótico y el aumento de la presión de turgencia. La presión disminuye en los sumideros debido a la salida de los azúcares, que se acompaña de la salida de agua. La diferencia de presión provoca el movimiento del agua de la fuente al sumidero, y los azúcares son arrastrados pasivamente por el agua. El agua transportada en los tubos cribosos se recicla en el xilema. Los intercambios entre floema y xilema están regulados por las diferencias en potencial hídrico; en las fuentes, el potencial hídrico es mayor en los vasos leñosos que en los tubos cribosos, mientras que en los sumideros ocurre lo contrario.

un transporte simplástico en las cubiertas, son liberados al apoplasto en la cavidad seminal de donde son tomados por las células del embrión o del endospermo. La eliminación quirúrgica del embrión permite recuperar las sustancias liberadas y estudiar el proceso de liberación.

Aunque en un sentido estricto no se estudia la descarga de los tubos cribosos, esta técnica, denominada de la **cubierta seminal vacía** (*empty ovule technique*), ha permitido determinar con precisión las características del transporte a los embriones en desarrollo. De este modo, se ha probado que, en soja y en haba, la sacarosa se libera al apoplasto mediante un proceso mediado por un transportador y dependiente de energía metabólica. En el maíz, por el contrario, se liberan hexosas por un proceso pasivo. En ambos casos, la incorporación a las células del embrión es un proceso activo.

5.3. El movimiento en los tubos cribosos es un flujo másico provocado por un gradiente de presión

Los solutos se mueven a lo largo del tubo criboso como consecuencia de un flujo másico provocado por diferencias de presión hidrostática (turgencia) entre los extremos del tubo en las fuentes y los sumideros. Los aspectos más salientes del mecanismo de transporte se presentan en la Figura 5-19.

La elevada concentración osmótica en el interior de los tubos cribosos, debida a la acumulación de azúcares, provoca la entrada de agua y, como consecuencia, se produce una reacción elástica de las paredes que ejerce una presión sobre el contenido del tubo criboso. Esta presión es mayor en las fuentes que en los sumideros debido a la mayor concentración de solutos en aquéllas, y la diferencia de presión así generada provoca el movimiento del agua y el arrastre de solutos. De este modo, el agua se incorpora a los tubos cribosos en las fuentes y sale de ellos en los sumideros, y el movimiento del agua se mantiene en tanto lo hace la diferencia de presiones que, a su vez, depende de la diferencia de concentración. Ésta es mantenida por la incorporación continuada de solutos en las fuentes y su descarga en los sumideros. La interrupción de la carga o la descarga conduce, en un lapso de tiempo breve, a que se igualen las concentraciones y a la detención del transporte.

El movimiento de los solutos en el tubo criboso es, por tanto, un proceso pasivo que no requiere el aporte directo de energía metabólica. El transporte es «energizado» por la incorporación de azúcares en el tubo criboso; un mismo mecanismo de acumulación proporciona la energía para la incorporación de azúcares contragradiente, y genera la presión que provoca su movimiento longitudinal por un flujo másico.

El agua transportada recircula en el xilema. En las fuentes, el potencial hídrico (véase Capítulo 2) en los tubos cribosos es muy bajo debido a la elevada concentración osmótica, lo que le permite tomar agua del xilema. La salida de solutos en los sumideros aumenta el potencial hídrico en los tubos cribosos, lo que permite ceder agua al xilema. En todo caso, la elevada concentración osmótica en el tubo criboso mantiene en todos los puntos del recorrido una presión hidrostática positiva, que se mantiene incluso cuando la planta tiene un déficit hídrico muy acusado y las hojas están marchitas (Fig. 5-9).

Este mecanismo de transporte, propuesto inicialmente por Munch en 1930, ha sido cuestionado frecuentemente por diversas razones (aún en textos recientes se cita como **hipótesis de Munch**), pero tanto las observaciones experimentales como los análisis teóricos son congruentes con este mecanismo de transporte que hoy es generalmente aceptado. Los cálculos teóricos, a partir de los valores del potencial hídrico y del potencial osmótico, así como las medidas experimentales directas utilizando micromanómetros conectados al estilete de los áfidos, indican que el gradiente de presión en el interior de los tubos cribosos oscila entre 0.02 y 2.0 MPa · m^{-1}. Estos gradientes son suficientes para el movimiento de la solución a una velocidad de entre 25 y 300 cm · h^{-1}, valor encontrado en la mayor parte de las determinaciones experimentales (Cuadro 5-2). Para ello es necesario que los poros de las placas cribosas estén abiertos, como confirman las preparaciones cuando la fijación se realiza adecuadamente (Fig. 5-3). De acuerdo con el modelo, no es posible el movimiento bidireccional en el lumen de un tubo criboso; su existencia, por otro lado, no ha sido probada en ningún caso de modo inequívoco. Todos los solutos se mueven a la misma velocidad en el sentido marcado por el gradiente de concentraciones, determinado fundamentalmente por los azúcares.

Cuadro 5-2. Velocidades determinadas experimentalmente para el transporte de solutos en el floema. (Extractado de datos recopilados por Crafts y Crisp, 1971)

Especie	Velocidad (cm · h^{-1})
Salix sp.	1.5-100
Glycine max.	17-7200*
Cucurbita pepo	30-88
Gossypium hirsutum	35-40
Heracleum mantegazzianum	35-70
Triticum aestivum (hoja)	39-57
Metasequoia glyptostroboides	48-60
Beta vulgaris	50-135
Phaseolus vulgaris	60-80
Saccharum officinarum	60-360
Triticum aestivum (tallo)	87-190
Cucurbita sp.	88-300

* La cifra de 7200 cm · h^{-1} no corresponde probablemente a transporte en el floema.

6. LONGEVIDAD E INACTIVACIÓN DE LOS TUBOS CRIBOSOS

6.1. La longevidad de los tubos cribosos oscila de unos pocos días a varios años

En la mayor parte de las plantas, la vida de los tubos cribosos es muy corta; los elementos del protofloema son funcionales unos días o unas pocas semanas, mientras que los del metafloema y el floema secundario lo son durante unos pocos meses. La detención del transporte en el tubo criboso se acompaña de la incorporación de calosa, la desaparición del plasmalema y del contenido citoplásmico, y finalmente, las paredes celulares son aplastadas como consecuencia de las presiones ejercidas por el crecimiento. En las plantas perennes, el transporte se mantiene por la diferenciación continua de nuevos tubos cribosos debido a la actividad del cambium. Esta renovación continua de los elementos conductores impide, por otro lado, la reducción progresiva de la capacidad del sistema de transporte que se produciría si aquélla no tuviera lugar, ya que estas células son incapaces de repararse y cualquier agresión a las mismas determina su muerte y la inactivación funcional de la región del tubo criboso afectada.

En algunas especies, no obstante, los tubos cribosos permanecen funcionales durante varios años. Ejemplos de longevidad prolongada se encuentran en el floema secundario de algunas gimnospermas y dicotiledóneas, como *Vitis* y *Tilia*. En *Vitis*, al cesar el transporte en el otoño, las placas cribosas se cubren de calosa, que se moviliza al principio de la primavera al reanudarse el transporte.

Notable al respecto es el caso de algunas palmas, en que los tubos cribosos permanecen funcionales durante decenas de años. Debido a la ausencia de actividad del cambium no hay sustitución de los elementos conductores en estas plantas, y cualquier agresión resulta en una inactivación irreversible de los elementos afectados. Esta situación es compensada por el elevado número de elementos conductores y su distribución por toda la sección del tallo. Estos elementos están profundamente interconectados, por lo que en caso de una lesión local, el transporte se deriva hacia los elementos más próximos, bordeando la región lesionada.

6.2. La inactivación de los tubos cribosos reduce las pérdidas cuando hay una lesión

El contenido de los tubos cribosos se encuentra sometido a presión, por lo que cualquier lesión provoca extravasación. Si ésta fuera prolongada, representaría una pérdida insoportable para la planta, pero con la excepción de algunos casos notables, cesa normalmente al cabo de unos pocos minutos. Aun en muchas especies de dicotiledóneas, la exudación es inapreciable, por lo que no es posible obtener fluido del floema por este procedimiento.

La detención de la exudación se debe a la existencia de un mecanismo muy eficaz de **taponamiento** de las placas cribosas, que dificulta gradualmente y al final imposibilita el transporte a través de las más próximas a la lesión. Dos factores contribuyen al taponamiento de los poros. Inicialmente, la **proteína floemática** se moviliza como consecuencia del flujo asociado a la liberación instantánea de la presión en la lesión, desplazándose hacia la misma y acumulándose en el lumen y alrededor de los poros. Ello es seguido, en ocasiones de inmediato, por el **depósito de calosa**, que contribuye al sellado definitivo y permanente de las placas cribosas.

Como la acumulación de proteína floemática en los poros depende del aumento brusco de flujo provocado por la liberación de presión, resulta comprensible que este mecanismo de taponamiento no sea desencadenado por los áfidos, ya que éstos apenas alteran el flujo en el tubo criboso. Tampoco se deposita en este caso calosa, lo que permite obtener exudado de los estiletes durante varios días. Estas observaciones parecen indicar que el depósito de calosa es desencadenado por la liberación de la presión.

RESUMEN

El floema es un sistema conductor continuo, fuertemente interconectado, constituido por células vivas, que se extiende por todos los órganos de la planta y hasta unas pocas células de distancia del extremo del ápice del tallo y de la raíz. En el floema de las angiospermas, el canal de transporte es el **tubo criboso**, serie longitudinal de células (elementos de los tubos) con las paredes terminales modificadas en forma de placas cribosas, con perforaciones de un diámetro considerablemente mayor que los plasmodesmos. En las gimnospermas, los elementos conductores son las **células cribosas**. A diferencia de los tubos cribosos, no están alineadas en filas longitudinales, y están interconectadas mediante áreas cribosas ubicadas normalmente en las paredes laterales.

El transporte tiene lugar de las zonas productoras de carbohidratos (fuentes) a las zonas de acumulación (sumideros). La incorporación en la fuente implica el transporte lateral (desde los cloroplastos de la hojas) hasta el haz vascular, y su ingreso en las células o tubos cribosos mediante un proceso activo y selectivo. La acumulación de solutos en el interior del tubo criboso provoca el descenso del potencial hídrico y la entrada pasiva de agua, que dilata las paredes generándose así una presión que impulsa la solución. El contenido del tubo criboso se mueve a lo largo del mismo por un proceso de flujo másico (movimiento de la solución) a favor de un gradiente de presión generado por diferencias de concentración. La descarga de los solutos en los sumideros mantiene este gradiente de concentración y determina la dirección del transporte en la planta.

PROBLEMAS Y CUESTIONES

1. ¿Qué características determinan que un órgano se comporte como fuente o como sumidero?

2. El fluido de floema se mueve en el lumen de los tubos cribosos impulsado por la presión generada en las fuentes, de modo similar a como lo hace el agua en las tuberías de nuestras casas. Para que suba hasta las viviendas, es necesario aplicar energía mediante el uso de bombas que generan la presión necesaria. ¿Cómo se aplica la energía en el caso del transporte en el floema? (considere por separado la situación en los procesos de carga apoplástica y simplástica).

3. En el caso de que se produzca una reducción transitoria en el contenido en azúcares de un órgano que actúa como fuente (p. ej., al sombrear una hoja adulta), ¿se convierte en sumidero?

4. Un órgano que exporta carbohidratos y, por tanto, se comporta como fuente, ¿exporta también otras sustancias (p. ej., elementos minerales)?

BIBLIOGRAFÍA RECOMENDADA

1. Baker, D. A., Milburn, J. A. (eds.): *Transport of Photoassimilates*. Longman, Essex, 1989.
2. Behnke, H. D., Sjolund, R. E. (eds.): *Sieve Elements. Comparative Structure, Induction and Development*. Springer Verlag. Berlín, 1990.
3. Crafts, A. S., y Crisp, C. E.: *Phloem Transport in Plants*. W. H. Freeman, San Francisco, California, 1971.
4. Giaquinta, R. T.: «Phloem loading of sucrose». *Ann Rev Plant Physiol*, 34:347-387, 1983.
5. Guardiola, J. L., y García Luis, A.: *Fisiología Vegetal I: Nutrición y Transporte*. pp. 295-350. Editorial Síntesis, Madrid, 1990.
6. Guardiola, J. L., y García Luis, A.: «Transporte de azúcares y otros asimilados». En: *Fisiología y Bioquímica Vegetal*. Azcón-Bieto, J. y Talón, M. (eds.), pp. 149-171. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, 1993.
7. Hall J. L., Baker, D. A, Oparka, K. L.: «Transport of photoassimilates». *J Exp Botany* (special issue), 47:1119-1333, 1996.
8. Patrick, J. W.: «Phloem unloading: sieve element unloading and post-sieve element transport». *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 48:191-222, 1997.
9. Taiz, L., y Zeiger, E.: *Plant Physiology* (2nd ed.), pp. 251-285. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Mass., 1998.
10. Van-Bel A. J. E.: «Strategies of phloem loading». *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 44:253-281, 1993.
11. Zamski, E., y Schaffer, A. A.: *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops. Source-sink Relationships*. Marcel Dekker, Nueva York, 1996.

CAPÍTULO 6

INTRODUCCIÓN A LA NUTRICIÓN MINERAL DE LAS PLANTAS. LOS ELEMENTOS MINERALES

Ildefonso Bonilla

1. Introducción. 2. Soluciones nutritivas. 3. Elementos esenciales. 4. Elementos beneficiosos. 5. Otros elementos.

1. INTRODUCCIÓN

Las necesidades nutricionales de las plantas se estudian de forma separada en dos grandes grupos: nutrientes orgánicos e inorgánicos. Los primeros representan entre el 90 y 95 % del peso seco de las plantas y están constituidos por los elementos carbono, oxígeno e hidrógeno obtenidos a partir del CO_2 de la atmósfera (véase Capítulo 11) y del agua del suelo (véase Capítulo 4). El restante 5-10 %, constituye la denominada fracción mineral y es el objetivo preferente de estudio de este capítulo y de los dos siguientes, en los que destacaremos, en primer lugar, el papel de estos elementos minerales en el metabolismo de las plantas y la razón de su esencialidad (Capítulo 6); su absorción, asimilación y transporte (Capítulo 7); y, por último, su relación con la producción agrícola, incluyendo los síntomas y el diagnóstico de las alteraciones nutricionales (Capítulo 8). Evidentemente, el interés práctico por la nutrición mineral de las plantas está íntimamente relacionado con este último tema y, desde mediados del siglo pasado, ha dirigido los estudios sobre el mismo, sentando las bases de la nutrición mineral de las plantas.

El efecto benéfico que produce sobre el crecimiento de las plantas la adición al suelo de elementos minerales, como cenizas de plantas o cal, así como el efecto tóxico que productos como la sal ejercen sobre los mismos cultivos son aspectos conocidos en la agricultura desde hace más de 2000 años. Sin embargo, hasta hace 150 años, todavía era materia de controversia científica definir si los elementos minerales cumplían una función de nutriente en el crecimiento de las plantas. A finales del siglo XVIII, De Saussure (1767-1845), que estudió tanto la fotosíntesis como la absorción de nutrientes, introdujo nuevas técnicas y métodos muy cuidadosos que le convirtieron en uno de los pioneros en el análisis elemental de plantas e introductor de la idea de que algunos, pero no necesariamente todos los elementos, pueden ser indispensables. Surge así el concepto de **elemento esencial** para el crecimiento de las plantas.

En la misma época, S. Sprengel (1787-1859) en Alemania y J. B. Boussingault en Francia enunciaron, el primero, que un suelo puede ser improductivo desde el punto de vista agrícola por ausencia exclusiva de un elemento esencial, convirtiéndose así en el precursor de la ley del mínimo; el segundo, por su parte, estudió la relación entre los efectos de fertilizar los suelos, la absorción de nutrientes y el rendimiento de los cultivos. Boussingault fue, además, el descubridor de que las legumbres tienen la capacidad de fijar el nitrógeno atmosférico, hecho posteriormente avalado por la identificación de las bacterias fijadoras en los nódulos de las raíces de estas plantas (véanse Capítulos 8 y 16). Es sólo a partir de la mitad del siglo XIX que comienza a configurarse una visión armónica de los problemas nutricionales de las plantas. Surgen figuras como Justus von Liebig (1803-1873), que enuncia nuevamente la ley del mínimo de manera que muchos le atribuyen esta ley, y J. Sachs, famoso botánico alemán que, en 1880, demostró por primera vez que las plantas podían crecer y desarrollarse en soluciones nutritivas totalmente carentes de suelo, lo que determinaría toda una forma de investigación, aún hoy vigente, en el estudio de los requerimientos de nutrientes: los cultivos hidropónicos. Sin embargo, el establecimiento de la nutrición mineral de las plantas como disciplina científica es principalmente el resultado del trabajo de recopilación y armonización de von Liebig, que reunió toda la información existente en su época de forma estructurada, siendo clave también su contribución a la eliminación definitiva de la teoría aristotélica del humus (1848). Este hecho condujo a un rápido aumento en el uso de fertilizantes minerales. Al final del siglo XIX, especialmente en Europa, grandes cantidades de potasa, superfosfato y, posteriormente, nitrógeno inorgánico fueron usadas en agricultura y en horticultura para mejorar el crecimiento y la productividad de los cultivos.

Las conclusiones de Liebig fueron que los elementos minerales tales como N, P, K, Ca, Mg, Si, Na y Fe eran totalmente esenciales para el crecimiento de las plantas; sin embargo, se llegaba a dicha conclusión más por la observación y especulación que por la precisión de los experimentos realizados. El hecho de que la «teoría de los elementos minerales» estuviese basada en estos defectuosos cimientos fue una de las razones para el gran número de estudios acometidos a finales del siglo diecinueve. A partir de estas y otras extensas investigaciones sobre composición mineral de diferentes especies de plantas crecidas en diferentes suelos, se llegó a la conclusión, a principios del siglo XX, de que **ni la presencia ni la concentración de un elemento mineral son criterios de esencialidad.** Las plantas tienen una capacidad limitada para la absorción selectiva de aquellos minerales que no son necesarios para su crecimiento y que pueden llegar a ser tóxicos. En consecuencia, la composición mineral de los diferentes suelos en que crecen las plantas no sirve para establecer si un elemento mineral es esencial o no. Una vez reconocido esto, se realizaron experimentos en agua y arena con omisión de determinados elementos minerales. Mediante técnicas sencillas fueron posibles una caracterización más precisa de la esencialidad de los elementos minerales y una mejor comprensión de su papel en el metabolismo de las plantas.

El avance en estas investigaciones estuvo y está, estrechamente relacionado con el desarrollo de la química analítica, particularmente con la purificación de los reactivos químicos y de los métodos de medida. Esta relación se refleja fielmente en la cronología con que se descubrió la esencialidad de los distintos micronutrientes a lo largo de la primera mitad del siglo XX, en comparación con el estudio aislado del Fe en el siglo anterior.

El término **elemento mineral esencial** (que también denominaremos en este capítulo **nutriente mineral**, aunque más estrictamente un nutriente es la forma química del elemento mineral esencial en que es disponible para la planta u organismo vegetal) fue propuesto por Arnon y Stout (1934). Estos investigadores defienden que para que un elemento pueda ser considerado esencial debe cumplir estos tres criterios:

1. Una planta será incapaz de completar su ciclo vital en ausencia del elemento mineral considerado.
2. La función que realice dicho elemento no podrá ser desempeñada por otro mineral de reemplazo o de sustitución.
3. El elemento deberá estar directamente implicado en el metabolismo —por ejemplo, como componente de una molécula esencial de la planta—, o deberá ser requerido en una fase metabólica precisa, tal como una reacción enzimática.

De acuerdo con esta estricta definición, aquellos elementos minerales que compensen los efectos tóxicos de otros elementos o aquéllos que, simplemente, reemplacen a nutrientes minerales en algunas de sus funciones específicas menores, tales como el mantenimiento de la presión osmótica, no son esenciales, pero pueden ser descritos como **elementos beneficiosos** (véase apartado 4).

Todavía resulta difícil generalizar qué elementos son esenciales para el crecimiento normal de las plantas. Esto es particularmente obvio cuando comparamos las necesidades de plantas superiores y el conjunto de otros organismos fotosintéticos, como las algas, o no fotosintéticos, como los hongos. Para las plantas superiores está bien definida la necesidad de 17 elementos minerales, aunque la esencialidad del níquel se restringe a un número limitado de plantas. También el sodio y el silicio, muy abundantes en la biosfera, se comportan como esenciales para algunas especies de plantas (Cuadro 6-1).

Dadas las continuas mejoras en las técnicas analíticas y en la purificación de compuestos químicos, esta lista podría muy bien extenderse en un futuro e incluir elementos minerales hoy no reconocidos como esenciales, pero que podrían serlo en muy bajas concentraciones en las plantas, como es el caso de los **micronutrientes**. La mayoría de estos micronutrientes corresponde a constituyentes enzimáticos y, en consecuencia, sólo son necesarios en muy pequeñas cantidades. En contraste, los denominados **macronutrientes** son elementos constituyentes de biomoléculas estructurales, tales como proteínas, lípidos o carbohidratos, o actúan como osmolitos. Estas diferencias en su función quedan reflejadas en las distintas concentraciones medias que estos nutrientes presentan en el análisis de mineralización de un determinado vegetal (Cuadro 6-2) para conseguir su crecimiento adecuado (véase Capítulo 8). Tales valores pueden variar considerablemente dependiendo de la especie, la edad de la planta y la concentración mineral de otros elementos (Cuadro 8-2).

2. SOLUCIONES NUTRITIVAS

Establecida la posibilidad de utilizar **soluciones nutritivas** sencillas a mediados del siglo XIX, J. Sachs diseñó una solución acuosa muy simple, constituida por 6 sales inorgánicas (Cuadro 6-3), que permitiría a las plantas crecer y madurar en ausencia de suelo. Variaciones sobre este sistema han dado lugar a los **cultivos hidropónicos**, herramienta principal a la hora de establecer la esencialidad de los nutrientes. Por otra parte, la gran pureza que en estos momentos puede conseguirse en la síntesis de sales inorgánicas, con una bajísima concentración de impurezas, hace que el control sobre la composición de soluciones de dichas sales sea muy preciso. Hace un siglo, estas impurezas bastaban para cubrir las necesidades de microelementos y dificultaba enormemente el estudio de la nutrición mineral. Las soluciones

Cuadro 6-1. Elementos esenciales y beneficiosos para plantas, algas y hongos

Clasificación	Elementos	Plantas superiores	Algas y hongos
Macroelementos esenciales o macronutrientes	C, O, H, N, P, S, K, Mg, Ca	+	+ Excepto Ca para los hongos
Microelementos esenciales o micronutrientes	Fe, Mn, Zn, Cu, B, Mo, Cl, Ni	+	+ Excepto B para los hongos y las algas, con la excepción de las diatomeas
Elementos beneficiosos	Na, Si, Co, I, V, ...	±	±

Adaptado de Marschner (1995).

de Hoagland y Arnon (1950) y de Hewitt (1966) marcaron un hito en la investigación de este campo (Cuadro 6-4).

Actualmente, lo más habitual es hacer crecer las plantas sobre un sustrato normalmente inerte, del tipo arena de cuarzo, vermiculita o perlita, que no aporta nutrientes a la planta y que sirve como soporte físico de la misma. En los cultivos de hidroponia pura no existe ese sustrato; la planta se suele sujetar sobre una superficie plástica agujereada y las raíces, que exhiben un desarrollo muy superior a la situación anterior, se hallan inmersas en la solución nutritiva. En este caso es necesario un dispositivo de aireación, del tipo bomba de pecera, para evitar la anoxia.

Cada vez resultan más utilizadas distintas variaciones de la denominada *nutrient film technique*, técnica de lámina nutritiva, en la cual las raíces están continuamente bañadas por una fina película de solución nutritiva recirculante, que discurre por el fondo de unos canales plásticos y donde no existen problemas de anoxia, porque el oxígeno disuelto se repone cada vez que se bombea la solución a la cabecera del dispositivo (Fig. 6-1).

La utilización de los cultivos hidropónicos con fines de explotación agrícola y sus modificaciones, como la fertilización en riego por goteo o la fertirrigación en cultivos hortícolas y plantas ornamentales principalmente, serán objeto de estudio en el Capítulo 8.

3. ELEMENTOS ESENCIALES

3.1. Los elementos presentes en mayor cantidad en las plantas se denominan macroelementos o macronutrientes

Tradicionalmente: los elementos esenciales se dividen en dos categorías: 1) los macronutrientes y, 2) los micronutrientes, elementos traza u oligoelementos. Esta

Cuadro 6-2. Elementos esenciales en la mayoría de las plantas, formas de absorción y concentraciones que se consideran adecuadas. Las formas preferentes de absorción se resaltan en negrita

Elemento	Símbolo químico	Formas de absorción	Peso atómico	Concentración en peso seco			N.º relativo átomos respecto al Mo
				μmol · g^{-1}	mg · kg^{-1} (ppm)	%	
Molibdeno	Mo	$MoO_4^{=}$	95.95	0.001	0.1	—	1
Níquel	Ni	Ni^{2+}	58.70	~0.001	~0.1	—	1
Cobre	Cu	Cu^{+}, $\mathbf{Cu^{2+}}$	63.54	0.10	6	—	100
Cinc	Zn	Zn^{2+}	65.38	0.30	20	—	300
Manganeso	Mn	Mn^{2+}	54.94	1.0	50	—	1000
Hierro	Fe	Fe^{3+}, $\mathbf{Fe^{2+}}$	55.85	2.0	100	—	2000
Boro	B	H_3BO_3	10.82	2.0	20	—	2000
Cloro	Cl	Cl^{-}	35.46	3.0	100	—	3000
Azufre	S	$SO_4^{=}$	32.07	30	—	0.1	30 000
Fósforo	P	$\mathbf{H_2PO_4^{-}}$, $HPO_4^{=}$	30.98	60	—	0.2	60 000
Magnesio	Mg	Mg^{2+}	24.32	80	—	0.2	80 000
Calcio	Ca	Ca^{2+}	40.08	125	—	0.5	125 000
Potasio	K	K^{+}	39.10	250	—	1.0	250 000
Nitrógeno	N	$\mathbf{NO_3^{-}}$, NH_4^{+}	14.01	1000	—	1.5	1 000 000
Oxígeno	O	O_2, H_2O	16.00	30 000	—	45	30 000 000
Carbono	C	CO_2	12.01	40 000	—	45	40 000 000
Hidrógeno	H	H_2O	1.01	60 000	—	6	60 000 000

Basado en Epstein (1972), Salisbury y Ross (1992) y Marschner (1995).

Cuadro 6-3. Composición de la solución nutritiva de Sachs (1860)

Sales	Fórmula	(mM) concentración aproximada
Nitrato potásico	$K\ NO_3$	9.9
Fosfato cálcico	$Ca_3\ (PO_4)_2$	1.6
Sulfato magnésico	$Mg\ SO_4 \cdot 7H_2O$	2.0
Sulfato cálcico	$Ca\ SO_4$	3.7
Cloruro sódico	$Na\ Cl$	4.3
Sulfato ferroso	$Fe\ SO_4$	Trazas

distinción no tiene implicación cualitativa ya que todos ellos son igualmente esenciales, sino que refleja, exclusivamente, las concentraciones relativas encontradas en los tejidos o que son requeridas en las soluciones nutritivas. Los seis elementos que estudiaremos a continuación (N, P, K, S, Ca, y Mg) constituyen, junto con H, C y O, la totalidad de macroelementos. En gran parte, pero no de forma exclusiva, están implicados en la estructura de las moléculas, y su nombre hace referencia a que se necesitan en grandes cantidades; su presencia en los tejidos está siempre por encima del 0.1 % (30 μmol $\cdot$ g^{-1} de peso seco) (Cuadro 6-2). Al contrario de lo que sucede con los micronutrientes, están perfectamente definidos desde mediados del siglo XIX.

Nitrógeno

Después del agua, el nitrógeno es el nutriente más importante en el desarrollo de la planta dada su abundancia en las principales biomoléculas de la materia viva; si a esto añadimos que los suelos suelen ser más deficientes en nitrógeno que en cualquier otro elemento, no resulta extraño que sea, junto con el P y el K, el elemento clave en la nutrición mineral. Las formas iónicas preferentes de absorción de nitrógeno por la raíz son el nitrato (NO_3^-) y el amonio (NH_4^+) (véanse Capítulos 7 y 15). Existe también la posibilidad de conseguir N_2 atmosférico fijado simbióticamente por leguminosas y algunas otras familias de plantas gracias a microorganismos de géneros como *Rhizobium y Frankia* (véase Capítulo 16) y también por la absorción de amoniaco (gas) que se introduce en la planta a través de estomas; ambos terminan convirtiéndose en amonio. La asimilación tanto de nitrato como de amonio se estudia ampliamente en el Capítulo 15. No resulta fácil fijar el estado nutricional de las plantas en lo que se refiere al nitrógeno, dado que la presencia del ion nitrato se ve regulada por aspectos como la desnitrificación hasta formas gaseosas de N, la inmovilización microbiana y la lixiviación, mientras que el ion amonio se ve afectado por su volatilización en forma de amoniaco, su absorción por el coloide arcilloso-húmico del suelo y la nitrificación.

La mayor parte del N del suelo se encuentra en la fracción de nitrógeno orgánico, no asimilable por las plantas. De ahí la importancia de los procesos de mineralización del N en el suelo habitualmente controlados por microorganismos, por lo que es muy difícil dictaminar el potencial nutritivo de N en el suelo, aún más si consideramos los procesos mencionados de desnitrifi-

Cuadro 6-4. Composición de la solución de Hoagland y Arnon (1950) modificada ligeramente

Sales	Fórmula	Concentración (mM)	Elementos	Concentración (mg · L^{-1})
Nitrato cálcico	$Ca\ (NO_3)_2$	2.5	Ca	103
Fosfato potásico	$KH_2\ PO_4$	0.5	N	105
Nitrato potásico	KNO_3	2.5	K	118
Sulfato magnésico	$Mg\ SO_4$	1.0	S	33
Sulfato de cinc	$Zn\ SO_4$	0.00039	Mg	25
Sulfato manganoso	$Mn\ SO_4$	0.0046	P	15
Sulfato cúprico	$Cu\ SO_4$	0.00016	Fe	10
Ácido bórico	$H_3\ BO_3$	0.0234	B	0.25
Ácido molíbdico	$Mo\ O_4H_2$	0.000051	Mn	0.25
Sequestrene (Fe)	Fe	0.179	Zn	0.025
			Cu	0.01
			Mo	0.0052
			Cl	0.50

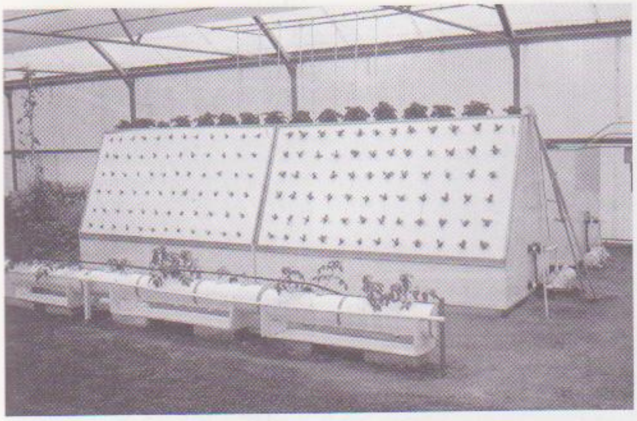


Figura 6-1. Vista general de los invernaderos de Solar Oasis en Tucson (Arizona). En primer término, cultivos crecidos con la técnica de *nutrient film*. En segundo término, cultivos crecidos en solución nutritiva sin soporte inerte (fotografía de Bonilla, 1986).

cación y lixiviación. Esta última determina el enorme impacto ambiental que los nitratos de origen agrícola ejercen en la contaminación de los acuíferos subterráneos.

En la planta, el N se distribuye en tres grupos: más del 50 % se halla en compuestos de elevado peso molecular (proteínas y ácidos nucleicos); el resto, en forma de N orgánico soluble (aminoácidos, amidas, aminas...) y N inorgánico (principalmente iones nitrato y amonio). Su contenido en el total del peso seco de la planta oscila entre el 1.5 y el 5 %.

Los **síntomas de deficiencia** (véase Capítulo 8) de N son los característicos de un elemento muy móvil: clorosis en las hojas adultas que, con frecuencia, caen de la planta antes de ser necróticas (Fig. 6-2). Algunas plantas, como tomate y ciertas variedades de maíz, muestran una coloración purpúrea causada por la acumulación de pigmentos antocianos.

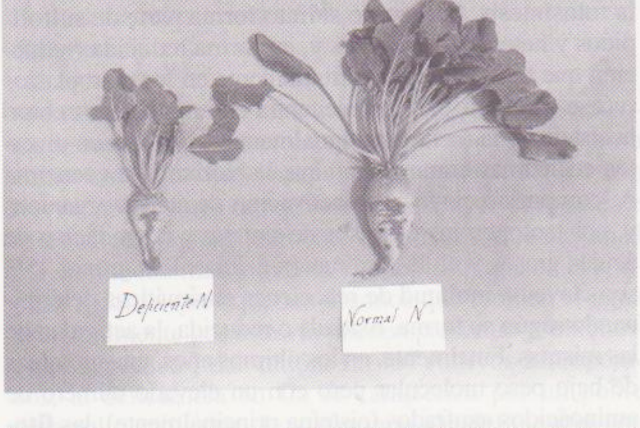


Figura 6-2. Impacto de la deficiencia de nitrógeno en el cultivo de remolacha azucarera (*Beta vulgaris*). El N junto con el K y el B son los principales factores nutricionales limitantes del cultivo.

Un exceso de nitrógeno se manifiesta por un exceso de follaje con un rendimiento pobre en frutos, como sucede en cultivos tan diferentes como los de cítricos y patatas. En general, existe un desarrollo radicular mínimo frente a un desarrollo foliar grande, con la consiguiente elevación en la proporción parte aérea-raíz, justo lo inverso de lo que sucede en condiciones de deficiencia (Fig. 6-2). También, en algunos cultivos, el exceso de nitrógeno determina un retardo en la floración y formación de semillas.

Fósforo

El fósforo es disponible para la planta como ion fosfato y se absorbe preferentemente como $H_2PO_4^-$ en suelos con un pH inferior a 7 y como anión divalente HPO_4^{2-} en suelos básicos, con pH por encima de 7. En contraste con el nitrógeno, el fósforo no se encuentra en forma reducida en las plantas, sino que permanece como fosfato ya sea en forma libre o como un compuesto orgánico, principalmente como éster fosfórico con grupos hidroxilos, o formando enlaces anhídridos ricos en energía, como es el caso del ATP o del ADP. Desempeña, por tanto, un papel clave en la fotosíntesis, la respiración y en todo el metabolismo energético.

Asimismo, el fósforo tiene un papel estructural importante en muchas moléculas y estructuras celulares, como en el caso de los enlaces diéster presentes en los ácidos nucleicos y en los fosfolípidos, los cuales son fundamentales en las estructuras membranosas (véase Capítulo 1). Con todo, una parte importante del fosfato en la planta se encuentra en forma iónica libre: el 75 % en las vacuolas y el 25 % restante, en la matriz y los orgánulos citoplasmáticos, en equilibrio con los ciclos metabólicos.

El fosfato se redistribuye fácilmente en la mayoría de las plantas de un órgano a otro, acumulándose en las hojas jóvenes y en las flores y semillas en desarrollo; en consecuencia, los síntomas de deficiencia se presentan primero en las hojas adultas. Las plantas deficientes presentan enanismo y, en contraste con las deficientes en N, un color verde intenso, tomando un color parduzco a medida que mueren. La madurez se ve retardada en comparación con la de las plantas control aunque en muchas especies, es la relación del P con el N la que regula la maduración: el exceso de nitrógeno la retarda y la abundancia de fósforo la acelera (Fig. 6-3).

El fósforo en exceso determina, al contrario que en el caso del nitrógeno, un gran desarrollo de las raíces en relación con la parte aérea, lo que determina una baja proporción parte aérea-raíz.

Un factor muy importante que facilita la absorción de fósforo en condiciones naturales es la presencia de micorrizas, que son asociaciones simbióticas entre hongos del suelo y las raíces de las plantas (véanse Capítulos 7 y 8 para más detalles).

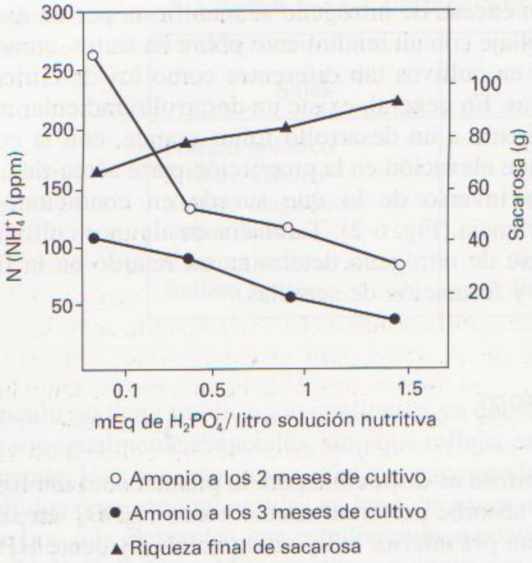


Figura 6-3. La interrelación P y N, observada en varios cultivos, queda aquí reflejada por los niveles de N expresado como NH_4^+ en savia. Existe una acumulación de NH_4^+ en el estado deficiente de P que retrasa la maduración y la riqueza en sacarosa (Bonilla y col., 1980, *Anal. Edaf. Agrobiol*, XXXIX, 217-237).

Potasio

Junto con el P y el N, constituye el contenido principal de los fertilizantes de máxima comercialización debido a la importancia de estos tres elementos (Fig. 6-4). Su comportamiento, a pesar de su naturaleza catiónica, es muy similar al que presentan el fósforo y el nitrógeno, redistribuyéndose con suma facilidad de los órganos maduros a los juveniles dada su solubilidad y baja afinidad por los ligandos orgánicos, de los que fácilmente se intercambia. Es el catión más abundante en la vacuola y el citoplasma, donde puede alcanzar concentraciones de 100 mM y entre 2000-5000 ppm en el xilema, p. ej., en remolacha azucarera. Desempeña, por tanto, un papel clave en la osmorregulación que tiene lugar en los procesos de apertura y cierre estomáticos (Fig. 6-5, véase Capítulo 3), así como en las nastias y tactismos (véase Capítulo 24).

Por otra parte, el K es activador de más de 50 sistemas enzimáticos, entre los que destacan oxidorreductasas, deshidrogenasas, transferasas, sintetasas y quinasas. Aunque puede ser sustituido en algunos casos, pues sólo es necesario para el cambio conformacional de la apoenzima, dadas las altas concentraciones necesarias, a veces resulta difícil considerar un sustituto *in vivo*.

La deficiencia de K en los cultivos se traduce en una mayor susceptibilidad al ataque de patógenos en la raíz y a una debilidad de los tallos que hace a las plantas especialmente sensibles a la acción del viento, las lluvias, etc...., principalmente en el caso de monocotiledóneas. En dicotiledóneas, los primeros síntomas de clorosis aparecen también en hojas adultas que posteriormente se hacen necróticas; se retrasa el crecimiento y se producen pérdida de turgencia y marchitamiento, mucho más acusados cuando hay déficit hídrico.

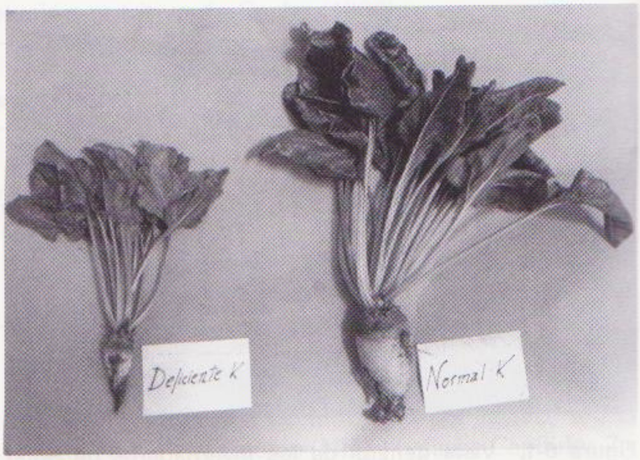


Figura 6-4. Deficiencia de K en el cultivo de remolacha azucarera. Como puede observarse, el K constituye junto con el N y el P el principal nutriente de los cultivos; por esta razón, estos tres macroelementos están siempre presentes en los fertilizantes.

En condiciones de exceso de K se incrementa su consumo, salvo en semillas, y ese consumo de lujo puede interferir en la absorción y disponibilidad fisiológica de Ca y Mg.

Azufre

El azufre se absorbe en forma de anión sulfato (SO_4^{2-}) y, así, se transporta por el xilema. También puede ser absorbido por los estomas de las hojas bajo la forma de dióxido de azufre (SO_2), contaminante atmosférico resultante de la combustión del carbón, la madera y el petróleo. El SO_2 reacciona con el agua en el interior de las células formando bisulfito (HSO_3^-), que desplaza el magnesio de la clorofila y disminuye, en consecuencia, la fotosíntesis. El S como sulfato forma parte de sulfolípidos y heteropolisacáridos y, en forma reducida (reducción que tiene lugar mayoritariamente en los cloroplastos (véase Capítulo 15)), se encuentra en aminoácidos como la cisteína y la metionina. Igualmente, se integra en diversas coenzimas como la tiamina, la biotina y la coenzima A, compuesto clave en la activación de ácidos orgánicos y, por tanto, en los procesos de síntesis y degradación de ácidos grasos y en la respiración celular. Los grupos -SH son clave en multitud de reacciones enzimáticas determinando según su forma, oxidada o reducida, la actividad de las mismas. Finalmente, en los últimos años, una proteínas de bajo peso molecular pero con un elevado número de aminoácidos azufrados (cisteína principalmente), las **fitoquelatinas**, han cobrado un gran interés por formar complejos con metales pesados (Cd, Cu, Pb, ...) constituyéndose en uno de los principales mecanismos de de-

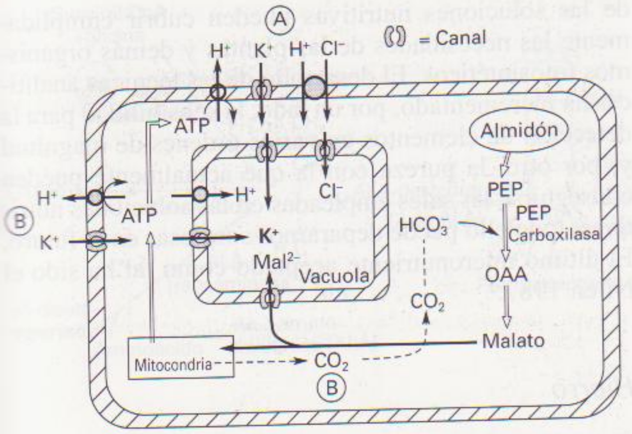


Figura 6-5. El mecanismo de apertura y cierre de los estomas está asociado con una variación de la concentración de K^+ en la vacuola de las células de guarda. Durante la apertura del estoma se han observado incrementos de hasta 0.5 M en la concentración de K^+. En la figura se reflejan dos modalidades según sea el anión que compensa la carga catiónica del K^+. A) implica bombas de protones y transporte de K^+ y Cl^-. B) implica transporte de K^+ y malato. PEP: fosfoenolpiruvato; OAA: oxalacetato.

fensa de las plantas frente a estos agentes, tóxicos en su mayoría.

Las deficiencias en azufre son poco habituales dado que la presencia de sulfatos en el suelo resulta suficiente. En caso de producirse, en la planta aparece una clorosis en las hojas muy generalizada, que incluye los haces vasculares. La redistribución desde los tejidos maduros es, en muchas especies, peor que la observada para el fósforo y el potasio, por lo que los síntomas de deficiencia suelen apreciarse en primer lugar en las hojas más jóvenes. Las plantas presentan un menor crecimiento, se hacen rígidas y quebradizas y, a nivel celular, son los cloroplastos los orgánulos más afectados.

El margen de normalidad en contenido de azufre para muchos cultivos se encuentra en un quinceavo del peso total del nitrógeno.

Calcio

El calcio se absorbe como ion divalente, Ca^{2+}; es abundante en la mayoría de los suelos y rara vez se comporta como un factor limitante, salvo en suelos ácidos con lluvias abundantes donde resulta necesario el aporte de sales cálcicas, principalmente carbonatos, que elevan el pH. Es mucho más móvil en el apoplasto que en el simplasto, por lo que aquellos órganos que reciben el agua principalmente por esta vía pueden presentar problemas en el suministro del catión. En los cultivos hidropónicos, la deficiencia en Ca se caracteriza por un pobre desarrollo radicular. Los síntomas de deficiencia son siempre más evidentes en tejidos jóvenes y zonas meristemáticas de raíces, tallos y hojas. Existen dos razones principales que explican este hecho: por un lado, la división celular se ve afectada por la deficiencia de calcio y en los tejidos mencionados el índice mitótico es alto; por otro, la lámina media que se forma entre dos células hijas, uno de cuyos principales componentes es el pectato cálcico, puede verse alterada.

Existe un hecho muy curioso respecto al calcio y es que su concentración intracelular es muy baja, del orden de 1 μmolar (μM), aunque se absorbe en grandes cantidades y su presencia en la planta es similar a la que puede tener el fósforo, el azufre o el magnesio, lo que puede significar hasta el 1 % de materia seca. La mayor parte de Ca se localiza extracelularmente en la pared celular, en los pectatos de la lámina media como hemos indicado y en las membranas (véase Capítulo 1). En el interior de la célula, el calcio se encuentra en las vacuolas donde, dado el pH ácido de las mismas, puede precipitar como sales de oxalato, fosfato, carbonato, sulfato, etc., según las especies. Sin embargo, en el citosol, su concentración sigue siendo muy baja, pues si bien activa algunas enzimas, muchas otras son inhibidas frente a concentraciones de Ca por encima de 1 μM (Fig. 6-6) (véase también Capítulo 7). Además, las corrientes citoplasmáticas también se ven inhibidas con concentraciones por encima de ese valor, así como la formación de sales de calcio insolubles con ATP y otros fosfatos orgánicos.

El calcio se requiere también para la integridad y funcionalidad de las membranas y, recientemente, se ha visto implicado como segundo mensajero en el funcionamiento de algunas hormonas y en respuestas medioambientales. Como segundo mensajero, está implicado en la fosforilación de algunas proteínas, de manera que el Ca puede desempeñar un importante papel en la actividad y regulación de algunas enzimas (véase Capítulo 18). Su unión reversible a una pequeña proteína citosólica, la **calmodulina**, le permite ejercer una importante función como modulador enzimático y desempeñar un papel fundamental en el mundo de las señales celulares y en el desarrollo vegetal, como ya se ha demostrado en la célula animal.

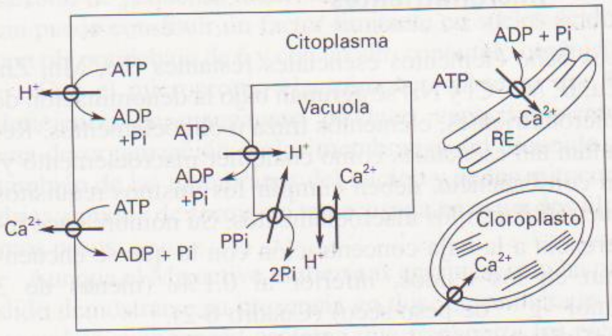


Figura 6-6. Regulación de la concentración intracelular de Ca^{2+}, que se acumula principalmente en la vacuola en forma de oxalato, carbonato, etc., pero también en el retículo endoplasmático (RE) y en el cloroplasto. Concentraciones de Ca^{2+} en el citosol superiores a 1 μM pueden inhibir la acción de muchas enzimas.

Magnesio

El magnesio no es casi nunca factor limitante para las plantas, salvo en suelos muy ácidos o arenosos. Se absorbe como ion divalente, Mg^{2+}, y se comporta como un elemento muy móvil tanto en la planta como en la célula. Las hojas adultas son las primeras en expresar situaciones de deficiencia, al emigrar el Mg a las hojas más jóvenes. Aquí, la clorosis es muy típica porque se dispone de forma intervenal; por alguna razón, las células del mesófilo próximas a los vasos retienen la clorofila más tiempo. Aproximadamente, el 20 % del Mg total de las hojas se encuentra en los cloroplastos, aunque sólo entre el 10 % y el 20 % se presenta en las moléculas de clorofila (Fig. 6-7). El resto se encuentra localizado en forma iónica soluble en el espacio intratilacoidal y al iluminarse el cloroplasto, pasa al estroma donde activa enzimas tan importantes como la rubisco, la fosfoenol-piruvato carboxilasa y la glutamato sintasa. La asignación fotosintética del carbono y el nitrógeno depende, en gran medida, de la concentración de Mg^{2+} en el cloroplasto. También interviene en el metabolismo energético de la planta al formar complejos con el ATP, ya que las ATPasa utilizan como sustrato los complejos Mg-ATP. Incluso, la propia fosforilación del ATP a partir del ADP necesita Mg^{2+}.

Esa propiedad de establecer uniones tanto iónicas como, especialmente, covalentes —caso de la clorofila— lleva al magnesio a estar presente en procesos claves, como la unión y estabilización de las subunidades del ribosoma y, por tanto, en la biosíntesis de proteínas, e incluso en la transcripción del mensaje genético por la activación de la RNA polimerasa. Por esta razón, un aumento en la proporción de nitrógeno soluble no proteico puede ser un parámetro de diagnóstico químico de la deficiencia de magnesio.

3.2. Los elementos también esenciales pero presentes en cantidades mínimas, se denominan microelementos o micronutrientes

Los ocho elementos esenciales restantes (Fe, Mn, Zn, Cu, B, Mo, Cl y Ni) se agrupan bajo la denominación de micronutrientes, elementos traza u oligoelementos. Resultan tan esenciales como cualquier macroelemento y, en consecuencia, deben cumplir los mismos requisitos que satisfacen los macroelementos. Su nombre hace referencia a la baja concentración con la que se encuentran en los tejidos, inferior al 0.1‰ (menos de 3 $\mu mol \cdot g^{-1}$ de peso seco) (Cuadro 6-2).

A diferencia de lo sucedido con los macroelementos, los micronutrientes no han sido conocidos en su totalidad, con la excepción del Fe, hasta bien entrado el siglo XX. Esto es así porque, dadas las bajas concentraciones requeridas para alcanzar la normalidad, las impurezas de las sales utilizadas habitualmente en la constitución de las soluciones nutritivas pueden cubrir cumplidamente las necesidades de las plantas y demás organismos fotosintéticos. El desarrollo de las técnicas analíticas ha incrementado, por un lado, la sensibilidad para la detección de elementos en varios órdenes de magnitud y, por otro, la pureza con la que actualmente pueden conseguirse las sales empleadas en las soluciones nutritivas; todo ello puede depararnos sorpresas en el futuro. El último micronutriente aceptado como tal ha sido el Ni en 1987.

Hierro

Entre todos los micronutrientes, el hierro es el requerido en mayor cantidad; de hecho, para algunas plantas se le llega a considerar macronutriente. El hierro puede ser absorbido como Fe^{3+} (Fe III) y más fácilmente, dada su mayor solubilidad, como Fe^{2+} o ion ferroso (Fe II) (véanse Capítulo 7, apartado 8, y Capítulo 8).

Su deficiencia en suelos calizos es muy habitual porque la solubilidad del Fe es muy baja a pH básico. De hecho, fue una de las primeras esencialidades en establecerse por lo frecuente de sus deficiencias y la especificidad de sus síntomas. Las plantas deficientes en Fe se caracterizan por una clorosis intervenal en las hojas jóvenes seguida, en ocasiones, por clorosis en las venas, confiriendo un aspecto amarillento a la totalidad de la hoja. En casos extremos, la hoja puede llegar a ponerse casi blanca, como sucede a veces en los cítricos.

El hierro se acumula en las hojas más antiguas y es relativamente inmóvil en el floema por la formación de óxidos o fosfatos férricos, aunque el tema no está suficientemente claro. Una forma estable y abundante de hierro es la que se acumula en los cloroplastos; cerca del 80 % del hierro de las hojas se localiza en estos orgánulos como fitoferritina. La deficiencia de Fe modifica la estructura de los cloroplastos dando lugar a la llamada **clorosis férrica**, uno de los signos más característicos de aquélla. Cultivos como los cítricos son especialmente sensibles a esta deficiencia dado el pH básico en el que son habituales y sólo la formación de **quelatos** (complejos orgánicos con hierro, véase Capítulo 8) es capaz de solucionar el problema de la absorción del hierro en estas circunstancias.

La importancia del Fe en la planta, al igual que en los animales, radica en dos importantes funciones:

- Forma parte de los grupos catalíticos de muchas enzimas redox del tipo **hemoproteínas**, como son: citocromos (tanto mitocondriales como cloroplásticos), catalasas, peroxidasas, etc., que presentan un grupo hierro-porfirina como núcleo prostético, el grupo hemo (Fig. 6-7).
- El Fe se encuentra unido a grupos tiólicos de la cisteína en otras proteínas, hierro-azufre, las **sulfoferro proteínas**. Estas proteínas son clave en la fotosíntesis, como es el caso de la ferredoxina, la ni-

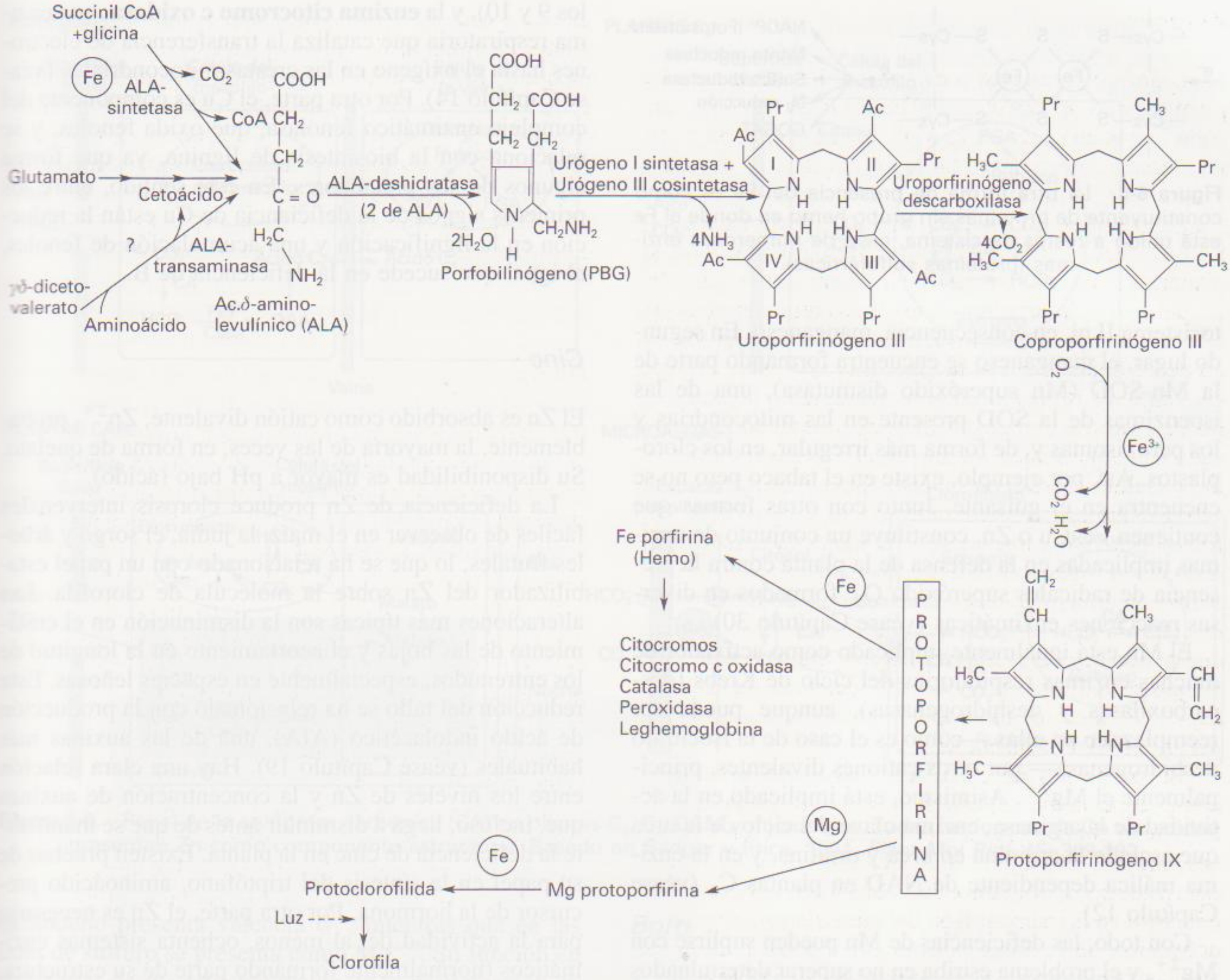

Succinil CoA
+glicina
Fe
ALA-
sintetasa
CO2
CoA
COOH
Glutamato
Cetoácido
C = O
ALA-deshidratasa
(2 de ALA)
2H2O
Porfobilinógeno (PBG)
ALA-
transaminasa
γδ-diceto-
valerato
Aminoácido
Ac.δ-amino-
levulínico (ALA)
Urógeno I sintetasa +
Urógeno III cosintetasa
4NH3
Uroporfirinógeno III
Uroporfirinógeno
descarboxilasa
4CO2
Coproporfirinógeno III
Fe3+
Fe porfirina
(Hemo)
Fe
Citocromos
Citocromo c oxidasa
Catalasa
Peroxidasa
Leghemoglobina
PROTOPORFIRINA
Protoporfirinógeno IX
Mg
Fe
Protoclorofilida
Mg protoporfirina
Luz
Clorofila

Figura 6-7. Tanto el Fe como el Mg desempeñan un papel clave en la síntesis de la molécula de clorofila. A partir de la protoporfirina encontramos Fe como constituyente del grupo hemo en los sistemas redox, pero no de la clorofila.

trito reductasa y la sulfito reductasa; en la fijación de nitrógeno —caso de la nitrogenasa— y en la respiración. Los estados redox Fe^{3+}/Fe^{2+} explican su presencia en estos sistemas enzimáticos, tanto de un tipo como de otro, al actuar como transportador de electrones en los mismos (Fig. 6-8).

Existe, además, otra razón para la esencialidad del Fe que resulta exclusiva del mundo vegetal, y es su papel en la biosíntesis de la molécula de clorofila, ya que regula la actividad del sistema enzimático encargado de la formación del ácido δ-aminolevulínico (ALA), precursor de las porfirinas, y el paso de protoporfirina-Mg a protoclorofilida (Fig. 6-7).

Manganeso

El manganeso existe en varios estados de oxidación, configurando distintos óxidos en el suelo que resultan insolubles y siendo absorbido, principalmente, como catión divalente (Mn^{2+}) después de la reducción de estos óxidos en la superficie de las raíces.

El síntoma más significativo de la deficiencia en manganeso es la clorosis intervenal asociada con el desarrollo de pequeñas manchas necróticas. Esta deficiencia puede constituir un factor limitante en suelos ácidos con pH por debajo de 6 y con un alto contenido orgánico.

Con el microscopio electrónico se observa que la deficiencia en manganeso produce, específicamente, una desorganización de las membranas del tilacoide, y también de las membranas del núcleo y de las mitocondrias, aunque de forma no tan acusada en estos dos últimos casos.

Aunque el Mn activa numerosas enzimas, sólo ha podido demostrarse su presencia en dos. La primera es el complejo manganeso-proteína que transporta los electrones desde el agua al fotosistema II, el cual requiere no menos de cuatro átomos de Mn por centro de reacción (véanse Capítulos 9 y 10). Así, por ejemplo, en los heterocistos, células especializadas en la fijación del nitrógeno en las cianobacterias filamentosas, no existe fo-

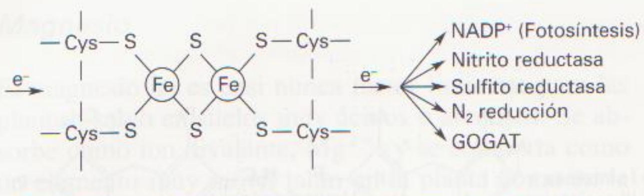


Figura 6-8. La otra forma de presencia del Fe es como constituyente de proteínas sin grupo hemo en donde el Fe está unido a restos de cisteína, caso de numerosas enzimas (proteínas sulfoférricas).

tosistema II ni, en consecuencia, manganeso. En segundo lugar, el manganeso se encuentra formando parte de la Mn-SOD (Mn superóxido dismutasa), una de las isoenzimas de la SOD presente en las mitocondrias y los peroxisomas y, de forma más irregular, en los cloroplastos. Así, por ejemplo, existe en el tabaco pero no se encuentra en el guisante. Junto con otras formas que contienen Fe, Cu o Zn, constituye un conjunto de enzimas implicadas en la defensa de la planta contra la presencia de radicales superóxido O_2^- formados en diversas reacciones enzimáticas (véase Capítulo 30).

El Mn está igualmente implicado como activador de muchas enzimas respiratorias del ciclo de Krebs (descarboxilasas y deshidrogenasas), aunque puede ser reemplazado en ellas —como es el caso de la isocitrato deshidrogenasa— por otros cationes divalentes, principalmente el Mg^{2+}. Asimismo, está implicado en la actividad de la arginasa, enzima clave del ciclo de la urea que escinde la arginina en urea y ornitina, y en la enzima málica dependiente de NAD en plantas C_4 (véase Capítulo 12).

Con todo, las deficiencias de Mn pueden suplirse con Mg^{2+}, y el problema estriba en no superar determinados límites que producirían efectos competitivos con el Fe.

Cobre

Rara vez presentan las plantas deficiencias de Cu debido, principalmente, a la escasa necesidad del mismo y a que está disponible en la mayoría de los suelos. En consecuencia, sólo a través de experimentos con soluciones nutritivas y en condiciones controladas, podemos conocer los resultados de los estados deficientes.

El Cu es absorbido como catión divalente (Cu^{2+}) en suelos aireados o como ion cuproso (Cu^+) en suelos pobres en oxígeno o con alto contenido en agua, como los suelos inundados de los manglares. La forma divalente forma quelatos fácilmente con varios componentes del suelo e igual sucede en soluciones nutritivas, lo que se debe vigilar para evitar estados de toxicidad.

La esencialidad del Cu se explica por su presencia en diversas proteínas y enzimas implicadas en procesos de oxidación/reducción. Dos sistemas clave en este sentido son la **plastocianina**, una proteína cloroplástica involucrada en el transporte electrónico de la fotosíntesis entre el fotosistema II y el fotosistema I (véanse Capítulos 9 y 10), y la **enzima citocromo c oxidasa**, una enzima respiratoria que cataliza la transferencia de electrones hasta el oxígeno en las crestas mitocondriales (véase Capítulo 14). Por otra parte, el Cu es componente del complejo enzimático fenolasa, que oxida fenoles, y se relaciona con la biosíntesis de lignina, ya que forma algunos de sus precursores. En este sentido, entre los primeros signos de la deficiencia de Cu están la reducción en la lignificación y una acumulación de fenoles, al igual que sucede en la deficiencia de B.

Cinc

El Zn es absorbido como catión divalente, Zn^{2+}, probablemente, la mayoría de las veces, en forma de quelato. Su disponibilidad es mayor a pH bajo (ácido).

La deficiencia de Zn produce clorosis intervenales fáciles de observar en el maíz, la judía, el sorgo y árboles frutales, lo que se ha relacionado con un papel estabilizador del Zn sobre la molécula de clorofila. Las alteraciones más típicas son la disminución en el crecimiento de las hojas y el acortamiento en la longitud de los entrenudos, especialmente en especies leñosas. Esta reducción del tallo se ha relacionado con la producción de ácido indolacético (AIA), una de las auxinas más habituales (véase Capítulo 19). Hay una clara relación entre los niveles de Zn y la concentración de auxinas que, incluso, llega a disminuir antes de que se manifieste la deficiencia de cinc en la planta. Existen pruebas de su papel en la síntesis del triptófano, aminoácido precursor de la hormona. Por otra parte, el Zn es necesario para la actividad de, al menos, ochenta sistemas enzimáticos (normalmente formando parte de su estructura, aunque no sufre cambios en su estado de oxidación), por ejemplo, la NADH-deshidrogenasa (véase Capítulo 14), la alcohol-deshidrogenasa, que cataliza el paso de acetaldehído a etanol en la fermentación alcohólica, y las cinco anhidrasas carbónicas, descritas hasta el momento, que aceleran la hidratación reversible del dióxido de carbono a bicarbonato en la fotosíntesis (Fig. 6-9) (véanse también Capítulos 7 y 12). Junto con el Cu, constituye algunos tipos de superóxido dismutasas (SOD), presentes en distintos orgánulos y en el citoplasma de la célula vegetal e implicadas en la defensa contra los radicales superóxidos (véase Capítulo 30).

Por último, cabe destacar su participación en la estabilidad del ribosoma y su presencia en la RNA polimerasa, lo que le convierte en un regulador de la expresión génica.

Molibdeno

El molibdeno existe en el suelo principalmente como sales de molibdato (MoO_4^{2-}) o ($HMoO_4^-$), y como MoS_2 molibdenita, uno de los principales minerales que lo contiene. Es el único microelemento que aumenta su solubilidad con el pH. En la primera forma, el

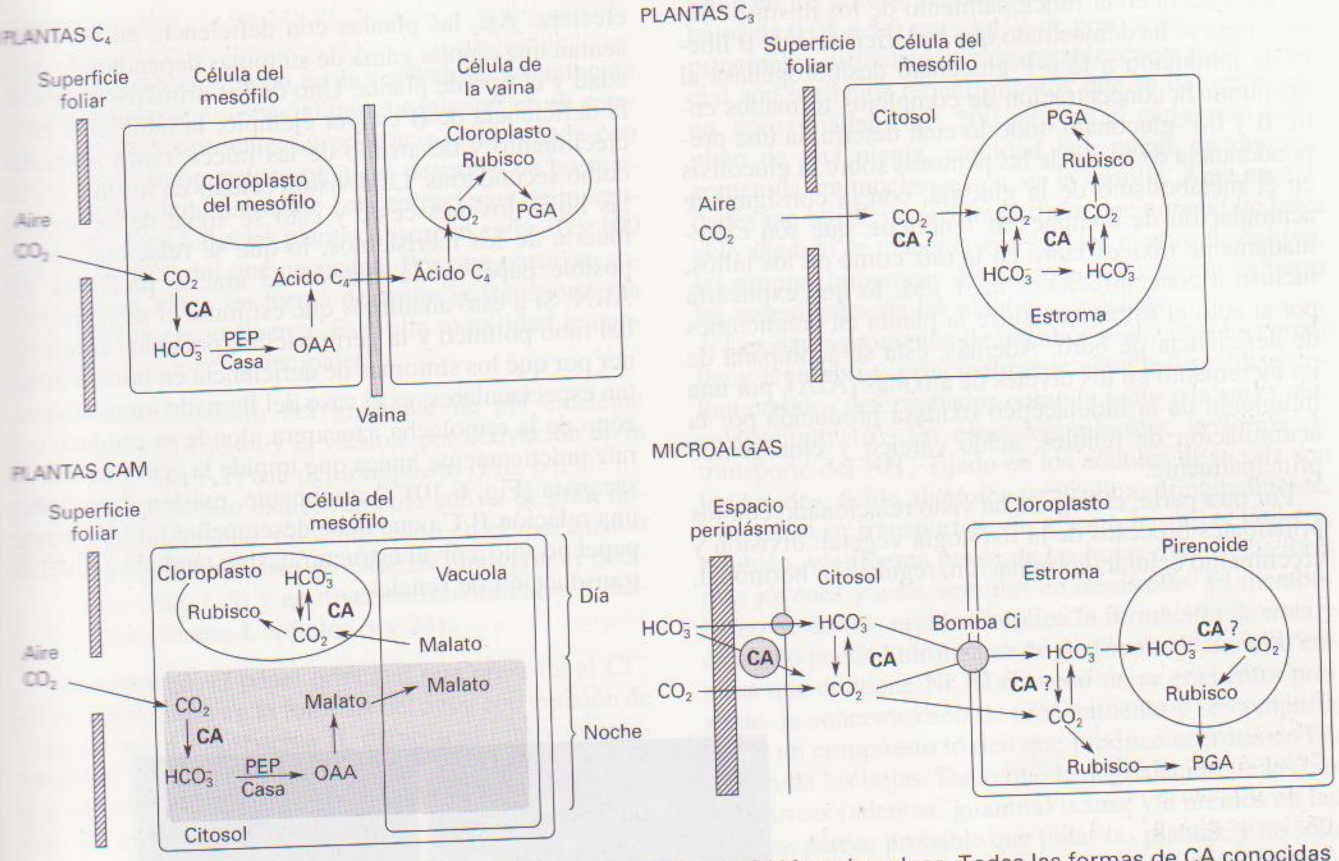

PLANTAS C₄
Superficie foliar
Célula del mesófilo
Célula de la vaina
Cloroplasto
Rubisco
Cloroplasto del mesófilo
CO₂
PGA
Aire
CO₂
CO₂
Ácido C₄
Ácido C₄
CA
HCO₃⁻
PEP Casa
OAA
Vaina
PLANTAS C₃
Superficie foliar
Célula del mesófilo
Citosol
PGA
Rubisco
Aire
CO₂
CO₂
CA ?
CO₂
CO₂
CA
HCO₃⁻
HCO₃⁻
Estroma
PLANTAS CAM
Superficie foliar
Célula del mesófilo
Cloroplasto
HCO₃⁻
Rubisco
CA
CO₂
Vacuola
Día
Malato
Aire
CO₂
CO₂
Malato
Malato
CA
Noche
HCO₃⁻
PEP Casa
OAA
Citosol
MICROALGAS
Espacio periplásmico
Cloroplasto
Pirenoide
Citosol
Estroma
HCO₃⁻
HCO₃⁻
Bomba Ci
CA
CA
CA ?
HCO₃⁻
HCO₃⁻
CO₂
CO₂
CO₂
CA ?
Rubisco
CO₂
Rubisco
PGA

Figura 6-9. Papel de la anhidrasa carbónica (CA) en plantas C_4, C_3, CAM y microalgas. Todas las formas de CA conocidas presentan Zn como componente estructural. Basado en Badger y Price, 1994, *Plant Mol Biol*, 45: 369-392.

molibdeno presenta valencia 6^+, mientras que en las sales de sulfuro se presenta como Mo^{4+}. Su función en las plantas deriva principalmente de su participación en reacciones de tipo redox como constituyente de sistemas enzimáticos esenciales para las plantas superiores, algas y cianobacterias.

Debido a los mínimos requerimientos de Mo, se sabe muy poco de las formas en que se absorbe y transforma en la célula vegetal. A pesar de esos bajísimos requerimientos y de que resulta extraño encontrar situaciones de deficiencia, salvo en zonas del Este y Sur de Estados Unidos y Australia en cultivos como la coliflor y el brócoli, su esencialidad es indudable. Forma parte de una enzima clave en la asimilación del nitrato como es la **nitrato reductasa**, responsable de la reducción de nitratos a nitritos (véase Capítulo 15). Asimismo, forma parte de la enzima **nitrogenasa**, fundamental en la fijación biológica del nitrógeno y presente en todos los microorganismos capaces de realizar este proceso de fijación, tanto en forma libre como en simbiosis (véase Capítulo 16). También está implicado en la degradación de bases púricas como la adenina y guanina, como constituyente de la enzima xantín deshidrogenasa oxidasa, responsable del catabolismo de aquéllas. Por último, parece estar implicado en la formación del ABA al ser parte estructural de la enzima que genera el ácido abscísico (véase Capítulo 22).

Boro

A pesar de haber sido definido como esencial hace más de 75 años, el boro es probablemente el microelemento peor comprendido respecto a su papel fisiológico y bioquímico en las plantas. Presenta, con la posible excepción del carbono, la química más interesante y diversa de los elementos, lo que unido a que sólo parece ser esencial en plantas vasculares, diatomeas y cianobacterias filamentosas fijadoras de nitrógeno, pero no en bacterias en general, algas verdes, hongos y animales, hace que no resulte extraño el interés que, todavía hoy, despierta su estudio.

Dado que el 95 % del boro se encuentra en las paredes celulares, se piensa en un papel básicamente estructural para el microelemento. El hecho de que las monocotiledóneas presenten menos requerimientos de B y, al mismo tiempo, una fracción de pectinas inferior a la existente en dicotiledóneas hace presuponer que el B esté unido preferentemente a esta importante fracción de la pared. La capacidad de establecer enlaces éster entre el boro y los grupos cis-dioles explicaría la necesidad del microelemento en la estabilidad de la pared.

Al no formar parte estructural de ningún sistema enzimático o coenzimático, ya que no posee cambio de valencia, se pensó que el B podría estar implicado de forma directa en el funcionamiento de los mismos. Sin embargo, se ha demostrado que la deficiencia de B libera de inhibición a la 6-P-gluconato deshidrogenasa al disminuir la concentración de complejos formados entre B y 6-P-gluconato, todo lo cual determina una preponderancia de la vía de las pentosas sobre la glucólisis en el metabolismo de la glucosa, con la consiguiente acumulación de compuestos fenólicos, que son extremadamente tóxicos tanto en la raíz como en los tallos, incluso a concentraciones de 1 μM, lo que explicaría por sí solo el estrés que sufre la planta en condiciones de deficiencia de boro. Además, ésta se acompaña de un incremento en los niveles de auxinas (AIA), por una inhibición de la indolacético oxidasa producida por la acumulación de fenoles, ácido cafeico y clorogénico principalmente.

Por otra parte, el boro se ha visto relacionado con los principales procesos de la fisiología vegetal: división y crecimiento celular, germinación, regulación hormonal, etcétera. Así, las plantas con deficiencia en boro presentan una amplia gama de síntomas dependiendo de la edad y el tipo de planta. Uno de los primeros signos de la deficiencia de B es, por ejemplo, la inhibición en el crecimiento y desarrollo de las raíces, tanto primarias como secundarias. La división celular en los tallos y en las hojas jóvenes cesa, y esto se sigue de necrosis y muerte de los meristemos, lo que se relaciona con su posible papel en la síntesis de uracilo precursor del ARN. Si a esto añadimos que estimula el alargamiento del tubo polínico y la germinación, podemos comprender por qué los síntomas de deficiencia en boro resultan tan espectaculares; es el caso del llamado «mal de corazón» de la remolacha azucarera, donde se produce una raíz prácticamente hueca que impide la acumulación de sacarosa (Fig. 6-10). Actualmente, existen datos sobre una relación B/Ca que debe desempeñar un importante papel no sólo a nivel estructural, sino también a nivel de transducción de señales.

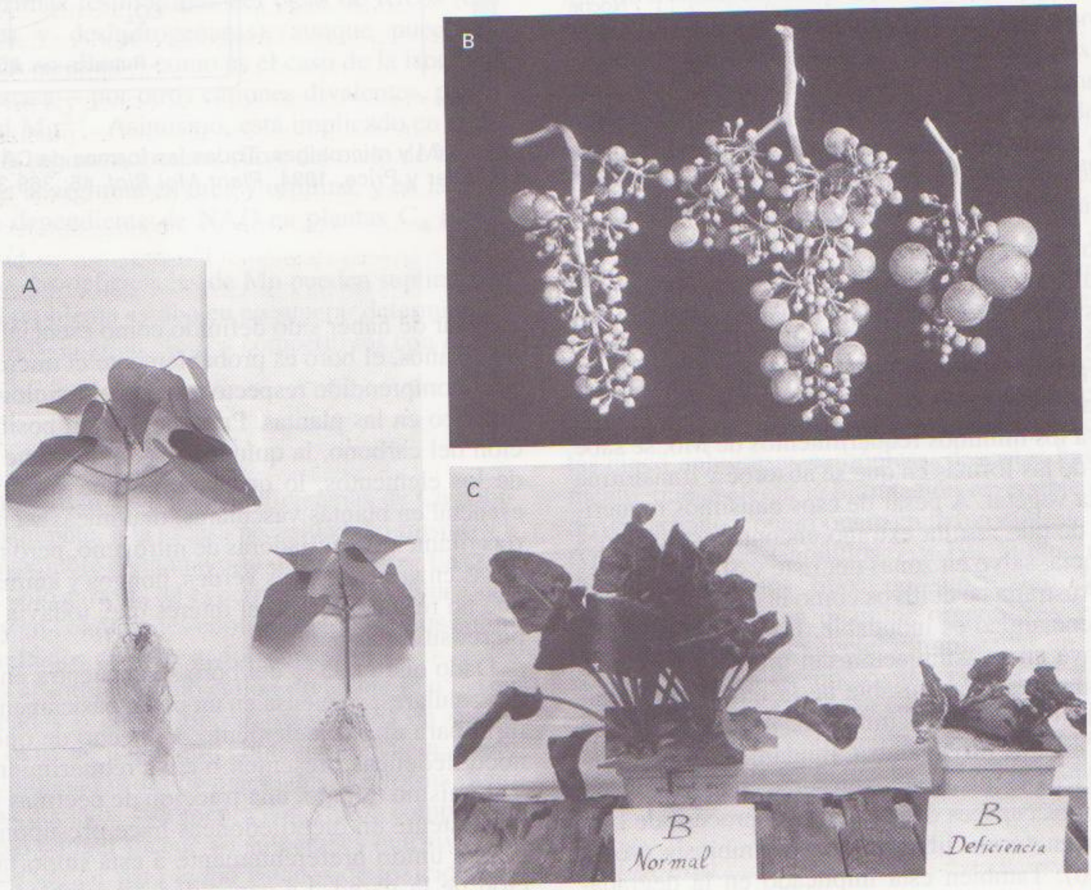


Figura 6-10. A) Cultivo de judía (*Phaseolus vulgaris*): la forma deficiente en B presenta menor desarrollo radicular y menor porte. Crecidas en condiciones de fijación de N_2 atmosférico e inoculadas con *Rhizobium,* también puede observarse un menor número de nódulos en la planta deficiente. B) El cultivo de vid (*Vitis vinifera*) se ve claramente afectado por la deficiencia de B, tanto en la floración como en la maduración del fruto y la producción de azúcar. C) El cultivo de remolacha azucarera (*Beta vulgaris*) es uno de los más sensibles a la deficiencia de B, presentando el llamado «mal de corazón», con raíces prácticamente huecas que arruinan la producción. Las plantas están crecidas con solución nutritiva en tiestos tipo Riviera.

Cloro

El ion cloruro es ubicuo en la naturaleza y altamente soluble. Aunque es esencial para las plantas en su categoría de micronutriente, su presencia, relacionada con más de 130 compuestos orgánicos descritos en las mismas, alcanza habitualmente concentraciones de macronutriente. Casi todas las plantas absorben entre 10 y 100 veces más Cl^- del que necesitan. Por otra parte, su solubilidad es alta y en forma de anión se transporta vía tanto xilema como floema. Esta alta movilidad le confiere dos funciones principales:

1) Mantenimiento del gradiente de pH existente entre el citosol y la vacuola por activación de la Mg, Mn ATPasa del tonoplasto (Fig. 6-11).
2) Como soluto osmóticamente activo de gran importancia. Así, está implicado en el mecanismo de apertura/cierre de estomas junto con el potasio (Fig. 6-5) y en diversos movimientos o nastias (véanse Capítulos 3 y 24).

Sin embargo, el papel principal que presenta el Cl^- es su implicación en la fotólisis del agua con emisión de oxígeno en el fotosistema II, demostrado muy tempranamente por Warburg en 1944, aunque el mecanismo preciso es todavía desconocido (véanse Capítulos 9 y 10). En cualquier caso, su presencia es imprescindible para la estabilidad del cloroplasto, probablemente como protector de la oxidación de los componentes lipoproteicos de las membranas tilacoides.

Las deficiencias de cloro son raras en la naturaleza dada su disponibilidad y elevada solubilidad en los suelos; normalmente, sólo pueden ser observadas en estudios realizados, muy cuidadosamente, con soluciones nutritivas. En deficiencia de Cl^-, el desarrollo de las raíces se ve muy reducido en su longitud, aunque se engrosen en las zonas apicales. Las hojas presentan un desarrollo reducido, con manchones cloróticos y necróticos llegando a presentar, a menudo, un color bronceado generalizado.

Níquel

El níquel ha sido añadido recientemente a la lista de elementos esenciales para las plantas. Es un elemento metálico (Ni) abundante en la naturaleza y siempre presente en los tejidos vegetales, aunque con valores muy bajos de 0.05 a 5.0 mg · kg^{-1} de peso seco. Una de las principales dificultades para establecer su papel esencial son los bajos requerimientos que se han estimado en, aproximadamente, 200 μg para el ciclo vital completo de una planta, cantidad que puede encontrarse contenida, en muchos casos, en la semilla. Ante necesidades tan bajas, no resulta extraño que aunque no haya sido añadido de manera expresa a los medios de cultivo, las propias impurezas de las otras sales hayan cubierto las necesidades de las plantas estudiadas.

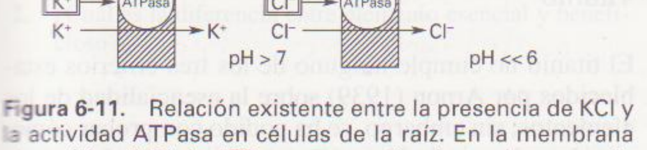


Figura 6-11. Relación existente entre la presencia de KCl y la actividad ATPasa en células de la raíz. En la membrana plasmática (MP), la ATPasa se ve activada por la presencia de K^+ y en el tonoplasto (To) por Cl^-.

Los datos provienen de estudios realizados en cereales y legumbres, principalmente aquellas que desarrollan nódulos determinados como la judía y la soja (véase Capítulo 16). En estas leguminosas, la forma de transporte del NH_4^+ fijado en los nódulos de la raíz son los ureidos, ácido alantoico y citrulina, principalmente, los cuales se transportan vía xilema hasta las hojas y, también, vía floema pasan de las hojas más viejas a las más jóvenes y a las semillas en desarrollo. El metabolismo de dichos ureidos implica la formación de urea y ésta sólo puede hidrolizarse en presencia de **ureasa**, enzima que contiene Ni. Si el metal no se encuentra presente, la concentración de urea aumenta y se comporta como un compuesto tóxico que produce necrosis en las puntas de las hojas. Dado que la degradación de las bases púricas (adenina, guanina) ocurre vía ureidos en las plantas, parece probable que todas las plantas, y no sólo las leguminosas, presenten y, en consecuencia, necesiten Ni para su funcionamiento. En este sentido, los experimentos realizados en cebada, aunque obligan a llegar a la tercera generación para que se obtengan semillas incapaces de germinar y con importantes anormalidades estructurales, demuestran para el Ni el primer criterio de la esencialidad de un nutriente.

También, en algunas microalgas verde-azules (cianobacterias), como *Oscillatoria*, concentraciones de 0.05 μM de Ni resultan óptimas para el crecimiento con independencia de la fuente de nitrógeno presente en el medio. Asimismo, diversas bacterias presentan una clara dependencia de la presencia de Ni, siendo la mejor conocida la que presenta *Rhizobium,* especie en la que el Ni forma parte de la enzima hidrogenasa, responsable de la recuperación del hidrógeno implicado en el proceso de fijación de nitrógeno (Capítulo 16).

4. ELEMENTOS BENEFICIOSOS

Además de los 17 elementos esenciales descritos, algunas plantas presentan requerimientos adicionales. Dado que estos elementos suplementarios no son necesarios para la generalidad de las plantas, no se pueden considerar elementos esenciales y se definen como **elementos beneficiosos**. Otra posibilidad es que el elemento en cuestión sea capaz de suplir, al menos parcialmente, la falta de otro elemento esencial, o aumentar la tolerancia en los excesos de absorción de algún otro u otros elementos, como sería el caso del Si frente a concentraciones elevadas de Mn o Fe, habituales en suelos ácidos donde el silicio reduce los síntomas de toxicidad de estos elementos.

Sodio

Se encuentra como catión monovalente, Na^+, y algunas plantas lo contienen en concentraciones más propias de un macronutriente, p. ej., las halófitas. Sin embargo, esto se debe a un mecanismo adaptativo de control osmótico, aunque en general se tiende a absorber selectivamente más potasio que sodio. Existen pruebas de su esencialidad a niveles de micronutriente en *Atriplex* y algunas otras plantas pertenecientes al grupo de la C_4, donde parece que interviene en el acoplamiento del transporte de metabolitos, ácido pirúvico, entre el mesófilo y la vaina. Algo similar ocurre en las plantas CAM, pero no resulta esencial para plantas con fotosíntesis tipo C_3. En cianobacterias (microalgas verde-azules) existe un requerimiento específico de Na^+, implicado en procesos clave como la fotosíntesis, el transporte de HCO_3^- y CO_2, la absorción y asimilación de nitratos y fosfatos y la fijación de nitrógeno en especies filamentosas con heterocistos.

Silicio

El silicio es el segundo elemento más abundante en la corteza terrestre. No resulta, pues, extraño que muchas plantas lo absorban en grandes cantidades. El Si puede significar entre el 1 y el 2 % de la materia seca del maíz e, incluso, porcentajes superiores en pastos y hasta el 16 % en las cenizas de *Equisetum arvense*. Resulta muy difícil realizar experimentos de deficiencia de Si dada su ubicuidad, incluso en el laboratorio por el material de boro-silicato que se utiliza habitualmente. Numerosos trabajos demuestran su esencialidad en gramíneas, donde en forma de óxido hidratado ($SiO_2 \cdot nH_2O$) se acumula en la pared aumentando su impermeabilidad y la resistencia al ataque de hongos, no sólo por constituir una barrera física, sino por configurar compuestos silico-orgánicos que son muy estables frente a las enzimas de los patógenos (véanse Capítulo 8 y Fig. 8-8). Ese aumento de la resistencia mecánica de los tejidos en cereales disminuye el denominado encamado de los mismos. Asimismo, las algas diatomeas necesitan Si para configurar sus cubiertas, convirtiéndose en esencial el Si para este grupo, al igual que sucede con el boro, también con valor de excepción.

Cobalto

Aunque el Co resulta esencial en animales por su presencia en el núcleo de corrina de la cianocobalamina, vitamina B_{12}, no parece esencial en vegetales, salvo para leguminosas en condiciones de fijación de nitrógeno en simbiosis, si bien es el microorganismo el verdadero receptor de ese elemento. En el alga *Euglena* también resulta esencial; su deficiencia determina un descenso en la síntesis de RNA y DNA, por alteraciones en la síntesis de timina y ribósidos. Si en un principio se pensó que podría ser esencial en formas fijadoras de nitrógeno, concretamente en cianobacterias, hoy se sabe que se requiere como otros bioelementos, pero no resulta esencial.

Aluminio

Se encuentra a muy bajas concentraciones en forma soluble aunque es un elemento muy abundante en la corteza terrestre. A pH inferior a 5 se solubiliza y puede afectar de forma muy negativa a un gran número de plantas. Es una de las principales consecuencias de las denominadas lluvias ácidas en muchas zonas de Europa Central. Sin embargo, en pequeñas dosis puede ser altamente beneficioso porque, al igual que sucede en el caso del Si, reduce la toxicidad producida por el exceso de Ca, Mg o P.

Selenio

Aunque el selenio es generalmente tóxico para la mayoría de las plantas, existe un grupo de ellas, las denominadas plantas seleníferas, cuyo género más representativo es el *Astragalus*, que lo acumulan. Con varios cientos de especies, la diferencia entre ellas a la hora de acumular Se es muy grande. Existen especies, como *A. racemosus*, capaces de acumular Se por encima del 0.5 % del peso seco, lo que las convierte en peligrosas para el ganado, que puede envenenarse de forma mortal con ellas. Sin embargo, no está definitivamente establecido que el Se resulte esencial en estas plantas. El Se desplaza al azufre y configura seleno-aminoácidos del tipo de selenometionina y selenocisteína. El primero de éstos, en su forma reticulada, es el principal depósito de Se en las plantas acumuladoras. En bacterias se ha observado la presencia de seleno-proteínas que contienen estos aminoácidos, que resultan esenciales al igual que en animales, estando implicados en procesos de óxido-reducción.

Titanio

El titanio no cumple ninguno de los tres criterios establecidos por Arnon (1939) sobre la esencialidad de los elementos; sin embargo, se ha podido comprobar cómo, por ejemplo, en pimiento (*Capsicum annuum L.*) bajo la forma de Ti (IV) incrementa la absorción de nutrientes y, en consecuencia, la producción de biomasa. Tiene también un efecto activador de pigmentos fotosintéticos, con una acumulación de Fe^{2+} (hierro activo) hasta cinco veces superior a la presentada en los orgánulos de las plantas sin tratar.

5. OTROS ELEMENTOS

Existen pruebas suficientes que demuestran la esencialidad del iodo (I) y el vanadio (V) en algas marinas y hongos, y en algas de agua dulce, respectivamente; sin embargo, en plantas superiores, estos datos son más vagos. En los últimos años se ha prestado un interés especial a las tierras raras cerio (Ce), y lantano (La), principalmente. La mezcla de ambos elementos en dosis de micronutrientes se utiliza con aparente éxito en China como fertilizante foliar en diversos cultivos.

RESUMEN

En este capítulo, se pasa revista al conjunto de elementos o nutrientes que se consideran esenciales para las plantas. Esta parte central de la Fisiología Vegetal se denomina nutrición mineral de las plantas y es una de las que más contribuye a la comprensión del funcionamiento de éstas. Sin embargo, es una de las partes más complejas dado que su estudio implica no solamente a fisiólogos vegetales sino también a bioquímicos, químicos inorgánicos, especialistas del suelo, microbiólogos y ecólogos. Hemos visto en primer lugar, las razones que definen a un elemento como esencial, haciendo una reseña especial de las soluciones nutritivas como herramienta habitual de trabajo a la hora de definir tales elementos. Se explican las causas por las cuales se ha establecido una división entre macroelementos y microelementos en función, no cualitativa, sino cuantitativa, de las necesidades específicas de las plantas. Asimismo, se resumen las razones de orden fisiológico, bioquímico o molecular que hacen esenciales a dichos bioelementos. Por último, se distinguen las diferencias con los denominados elementos beneficiosos y se hace un estudio detallado de los mismos, al igual que de un pequeño grupo de otros elementos implicados en la mejora de la producción vegetal.

PROBLEMAS Y CUESTIONES

1. ¿Cuándo se considera que un elemento es esencial para las plantas?

2. ¿Cuál es la diferencia entre elemento esencial y beneficioso?

3. Enuncie los 17 elementos esenciales para las plantas superiores e indique, al menos, una razón de su esencialidad para 2 macroelementos y 3 microelementos.

4. Las deficiencias de Fe, Mg y N producen, todas ellas, clorosis: sin embargo, existen diferencias muy marcadas entre la que está producida por Fe y la que se produce por Mg y N. Defina estas diferentes tipologías de clorosis y explique sus posibles causas.

5. En estos momentos existen 17 elementos definidos como esenciales para el crecimiento de las plantas ¿cree posible que algún otro elemento pueda añadirse a esta lista en el futuro? Razone la respuesta.

6. ¿Puede la cantidad de algún oligoelemento existente en el suelo provocar situaciones de toxicidad en la planta? Razone la respuesta.

7. ¿Qué microelemento es necesario para configurar la estructura funcional de la nitrato reductasa y de la nitrogenasa?

8. Explique el posible papel del Ca como segundo mensajero en la célula vegetal.

9. Cite tres elementos beneficiosos dando, al menos, una razón de por qué lo son.

10. ¿Cuál es la razón por la que deben airearse las soluciones nutritivas empleadas en el crecimiento de plantas mantenidas sin soporte mecánico?

BIBLIOGRAFÍA RECOMENDADA

1. Barceló, J., Nicolás, G., Sabater, B., Sánchez Tamés, R.: «Nutrición mineral». En: *Fisiología Vegetal,* 6.ª ed. pp. 150-167. Ediciones Pirámide, S. A. Madrid, 1992.
2. Clarkson, D. T.:«Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants». *Ann Rev Plant Physiol,* 36: 77-115, 1985.
3. Epstein, E.: *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives.* John Wiley and Sons, Inc., Nueva York, 1972.
4. Gil, F.: «Nutrición mineral». En: *Elementos de Fisiología Vegetal,* 1.ª ed. pp. 249-283. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, Barcelona, México, 1995.
5. Guardiola, J. L., García Luis, A.: «Absorción, transporte y metabolismo de los elementos minerales». En: *Fisiología Vegetal I: Nutrición y Transporte,* 1.ª ed. pp. 201-294. Editorial Síntesis, S. A. Madrid, 1990.
6. Hopkins, W. G.: «Plants and inorganic nutrients». En: *Introduction to Plant Physiology.* pp. 66-80. John Wiley & Sons, INC. Nueva York, 1995.
7. Marschner, H.: *Mineral Nutrition in Higher Plants,* 2.ª ed. American Press. Londres, 1995.
8. Mengel, K., Kirkby, E. A.: *Principles of Plant Nutrition,* 4.ª ed. International Potash Institute, Suiza, 1987.
9. Salisbury, F. B., Ross, C. W.: «Mineral nutrition». En: *Plant Physiology,* 4.ª ed. pp. 96-113. Wadsworth International. California, 1992.
10. Taiz, L., Zeiger, E.: «Mineral nutrition». En: *Plant Physiology.* pp. 100-119. The Benjamin/Cummings Publishing Company, INC. California, 1991.

CAPÍTULO 7

ABSORCIÓN Y TRANSPORTE DE NUTRIENTES MINERALES

José Antonio Fernández y José María Maldonado

1. Introducción. 2. Criterio termodinámico para distinguir entre transporte activo y pasivo. 3. Cinéticas del transporte activo y pasivo. 4. Energética de las membranas vegetales. 5. Papel de las bombas primarias en la generación del potencial de membrana. 6. Transporte secundario de iones. 7. Homeostasis del potencial de membrana y del pH y calcio libre del citoplasma. 8. Sistemas redox del plasmalema. 9. Flujo de iones en la raíz.

1. INTRODUCCIÓN

A excepción del carbono, las plantas terrestres toman los componentes esenciales de su biomasa del suelo. Así, macronutrientes y micronutrientes son incorporados desde la solución salina del suelo hasta el interior de las células, donde son almacenados, metabolizados o transportados a otras células, tejidos u órganos.

Una característica que comparten todas las células vivas es su capacidad de mantener en su interior iones y moléculas notablemente fuera del equilibrio. En gran medida, esa propiedad se debe a las características estructurales y funcionales de la membrana plasmática, **plasmalema** en las células vegetales (véase Capítulo 1). El plasmalema es algo más que una doble capa lipídica compuesta por distintos tipos de fosfolípidos y esteroles; contiene distintos tipos de proteínas, algunas de ellas con una marcada actividad enzimática, a través de las cuales existe un continuo tráfico de iones que permite a las células incorporar y acumular nutrientes, excluir iones o sustancias tóxicas, o intervenir en distintas respuestas a estímulos hormonales o medioambientales.

No todos los iones se transportan a través del plasmalema de la misma forma o a través del mismo tipo de proteína. Algunos son transportados y acumulados en condiciones cercanas al equilibrio, otros se transportan y se acumulan muy por encima o muy por debajo del mismo. En el primer caso se habla de **transporte pasivo o difusivo**; en el segundo, de **transporte activo**.

2. CRITERIO TERMODINÁMICO PARA DISTINGUIR ENTRE TRANSPORTE ACTIVO Y PASIVO

Un ion se mueve de forma pasiva si lo hace a favor de la fuerza física que actúa sobre él, denominada **fuerza ion motriz**. Un ion es transportado de forma activa si su movimiento se realiza en contra de dicha fuerza, para lo cual las células vivas emplean energía metabólica. Saber calcular la fuerza ion motriz es imprescindible para distinguir ambos tipos de transporte. Como se verá más adelante, la fuerza ion motriz es la diferencia entre el **potencial de membrana** de las células y el **potencial de Nernst** para el ion problema.

2.1. La ecuación de Nernst expresa asimetrías de concentración de iones en términos de voltaje

Los iones tienden a moverse cuando hay una fuerza que los empuja. La energía asociada a un ion (j) depende, aparte de sus características intrínsecas, de su concentración (C_j) y de las condiciones eléctricas donde se encuentre (ψ). La suma de esos tres componentes se denomina potencial electroquímico ($\tilde{\mu}_j$) y cuantifica la capacidad de trabajo que un ion posee:

$$\tilde{\mu}_j = \mu_j^* + RT \ln C_j + zF\psi$$

donde μ_j^* es el potencial químico en condiciones estándar, R es la constante de la ecuación general de los gases (8.31 J K^{-1} mol^{-1}), T es la temperatura absoluta (K), z es la carga del ion, F es la constante de Faraday (96.5 J mol^{-1} mV^{-1}) y ψ es el campo eléctrico donde el ion se encuentra.

Si se tienen dos compartimentos «e» e «i» y el ion está en equilibrio termodinámico, los potenciales electroquímicos en ambos compartimentos son iguales (Fig. 7-1):

$$\tilde{\mu}_j^i = \tilde{\mu}_j^e$$

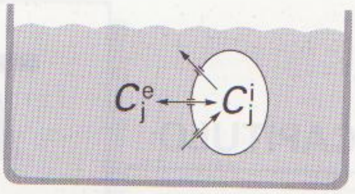


Figura 7-1. Esquema de dos compartimentos, uno exterior «e» y otro interior «i», separados por una membrana semipermeable, a través de la cual el ion «j» puede fluir hasta alcanzar el equilibrio termodinámico.

por tanto, puede escribirse que:

$$\mu_j^* + RT\ln C_j^i + zF\psi^i = \mu_j^* + RT\ln C_j^e + zF\psi^e$$

Agrupando los términos eléctricos a la izquierda y los de concentración a la derecha, la expresión anterior puede simplificarse:

$$zF(\psi^i - \psi^e) = RT(\ln C_j^e - \ln C_j^i)$$

y por tanto,

$$E_j^N = \frac{RT}{zF}\ln\frac{C_j^e}{C_j^i}$$

Esta ecuación es de las mas citadas en la literatura biológica y se denomina **ecuación de Nernst**. La diferencia $\psi^i - \psi^e$ es el potencial de membrana con el cual el ion «j» estaría en equilibrio; se denomina **potencial de Nernst** y se abrevia E_j^N. Al objeto de facilitar los cálculos, es frecuente encontrar la ecuación escrita con logaritmos decimales:

$$E_j^N = \frac{RT}{zF}2.303\log_{10}\frac{C_j^e}{C_j^i}$$

Así, para un ion catión monovalente ($z = +1$), y a una temperatura de 20 °C, RT/zF vale 25.2 mV y, multiplicado por 2.303, vale 58 mV.

Esta ecuación puede leerse de izquierda a derecha o de derecha a izquierda. En el primer caso, si se tiene un potencial de referencia, puede calcularse la asimetría de un ion cuando está en equilibrio en ambos compartimentos. En el segundo caso esta ecuación permite, a partir de una asimetría de concentración, calcular un potencial con el cual el ion «j» estará en equilibrio termodinámico. Nótese que una variación de diez veces en la asimetría de un ion monovalente significa una variación de 58 mV en el potencial de Nernst. Es ilustrativo pensar que una asimetría 1/100 para un catión monovalente, como el K^+, estaría en equilibrio con un potencial de -116 mV. En cambio, una asimetría similar se mantiene para un catión bivalente, como el Ca^{2+}, con sólo -58 mV. Para un anión monovalente como el Cl^-, un potencial de -116 mV mantendría una asimetría 100/1. Es evidente que un compartimento cargado negativamente (interior con respecto al exterior) tiende a acumular iones positivos y a excluir negativos.

2.2. La fuerza ion motriz es la diferencia entre el potencial de membrana y el potencial de Nernst

En los sistemas vivos, la mayoría de los iones no está en equilibrio. La magnitud de la desigualdad puede calcularse a partir de la diferencia entre el potencial electroquímico de un ion en los dos compartimentos involucrados. El **gradiente de potencial electroquímico** sería la diferencia entre ambos compartimentos:

$$\Delta\tilde{\mu}_j = [\mu_j^* + RT\ln C_j^i + zF\psi^i] - [\mu_j^* + RT\ln C_j^e + zF\psi^e]$$

Agrupando los términos eléctricos y de concentración, se tiene:

$$\Delta\tilde{\mu}_j = [zF(\psi^i - \psi^e)] - \left[RT\ln\frac{C_j^e}{C_j^i}\right]$$

La ecuación de Nernst permite expresar un cociente de concentraciones como un potencial eléctrico, y viceversa. Así, $RT\ln C_j^e/C_j^i$ en esta última ecuación puede sustituirse por su valor expresado en términos eléctricos: $E_j^N \cdot zF$, es decir:

$$\Delta\tilde{\mu}_j = [zF(\psi^i - \psi^e)] - [E_j^N zF]$$

donde $\psi^i - \psi^e$ es la diferencia de potencial eléctrico que existe entre ambos compartimentos o **potencial de membrana** (E_m) y puede medirse independientemente. Finalmente, la expresión quedaría como:

$$\Delta\tilde{\mu}_j/F = z(E_m - E_j^N)$$

El gradiente de potencial electroquímico para un ion, o fuerza ion motriz, expresado en mV ($\Delta\tilde{\mu}_j/F$), es la diferencia entre el potencial de membrana (E_m) y el potencial de Nernst (E_j^N) para el ion, multiplicado por la carga. Véase que cuando el potencial de Nernst para un ion y el potencial de membrana son iguales, el gradiente de potencial electroquímico es cero y el ion está en equilibrio. Para un catión monovalente, si E_m es más negativo que E_j^N, la fuerza ion motriz es negativa y el ion tiende a entrar en el compartimento «i». Por el contrario, si E_j^N es mas negativo que E_m, la fuerza ion motriz adquiere valor positivo, el ion se acumula en «i» por encima de su valor de equilibrio y la fuerza física que lo empuja se dirige hacia fuera (Fig. 7-2).

El transporte pasivo o difusivo de un ion se produce a favor del gradiente de potencial electroquímico o fuerza ion motriz. El transporte pasivo implica, así mismo,

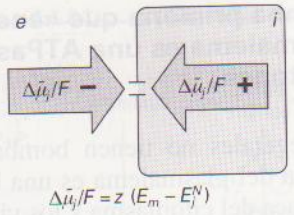

e
i
$\Delta\tilde{\mu}_j/F$ −
$\Delta\tilde{\mu}_j/F$ +
$\Delta\tilde{\mu}_j/F = z\,(E_m - E_j^N)$

Figura 7-2. El gradiente de potencial electroquímico para el ion «j» o fuerza ion motriz es la diferencia entre el potencial de membrana (E_m) y el potencial de Nernst (E_j^N), multiplicada por la carga del ion (z). Cuando esta variable adquiere un valor positivo, el ion está sometido a una fuerza física que tiende a sacarlo del compartimento «i». Cuando tiene valor negativo, el ion se ve empujado a entrar en «i».

que el ion tiende a acumularse en las células en una concentración próxima al equilibrio para un potencial de membrana determinado. La razón para ello es que el transporte pasivo tiende a igualar el potencial de Nernst del ion que se mueve (E_j^N) al potencial de membrana (E_m). Una variación en la concentración externa o interna determina una nueva reorganización de las concentraciones a ambos lados de la membrana hasta alcanzar, de nuevo, el equilibrio.

En una situación real, por ejemplo, una célula de la raíz, la concentración de un determinado ion en el suelo cambia continuamente debido a dilución, adsorción, transporte y movilización. Dentro de la célula, al mismo tiempo, la concentración también cambia debido principalmente al transporte (dentro o fuera de la célula) o al metabolismo. En una célula viva, el equilibrio para un ion es una situación dinámica en la que el ion fluye continuamente a través del plasmalema.

Es importante tener en cuenta, no obstante, que hay muy pocos iones que se comporten de esa forma. Un ejemplo podría ser el del K^+, cuando hay cantidad suficiente en el suelo. En todas las plantas y para casi todos los iones, el potencial de membrana siempre es más negativo que el potencial de Nernst, lo que los sitúa fuera del equilibrio.

En el caso del transporte activo, el ion se mueve en sentido opuesto al de la fuerza física que actúa sobre él, es decir, en contra del gradiente de potencial electroquímico o fuerza ion motriz. La existencia de este tipo de transporte es esencial para las células vegetales, ya que un correcto funcionamiento de las principales rutas metabólicas requiere concentraciones internas de muchos iones muy por encima o por debajo de la concentración interna de equilibrio.

3. CINÉTICAS DEL TRANSPORTE ACTIVO Y PASIVO

A finales de la década de los cincuenta, uno de los pioneros del estudio del transporte de iones en plantas, Enmanuel Epstein, observó que, en raíces de cebada, el K^+ se transportaba de dos formas distintas en función de la concentración externa. Cuando la concentración externa de KCl era inferior a 0.2-0.5 mM, incrementos en la concentración externa de K^+ generaban un incremento muy rápido de la tasa de incorporación que, no obstante, se saturaba a medida que la concentración externa de K^+ crecía. La velocidad de incorporación se incrementaba de nuevo sólo si se añadían concentraciones de K^+ bastante más altas, y seguía creciendo hasta una concentración de KCl de 50 mM. Este tipo de **cinética** de incorporación se denominó **bifásica** (Fig. 7-3).

Basándose en el estudio cinético de la incorporación de K^+, Epstein propuso la existencia de dos mecanismos de transporte. El primero, que denominó de tipo 1, sería capaz de extraer K^+ del suelo a concentraciones muy bajas y sería saturable. El segundo, que funcionaría a concentraciones de K^+ altas, se denominó de tipo 2 (Fig. 7-3). Este último, con el margen habitual de concentraciones en el suelo, presentaría una cinética prácticamente lineal y se saturaría sólo a concentraciones muy altas de K^+. Una de las contribuciones más importantes de Epstein fue aplicar el modelo de análisis de la cinética enzimática al transporte iónico. Así observó que la cinética descrita para el mecanismo 1 se ajustaba a una curva de Michaelis-Menten:

$$v = V_{\text{máx}}\ \text{S}/(K_{\text{M}} + \text{S})$$

donde v y $V_{\text{máx}}$ serían la velocidad de incorporación y la máxima velocidad de incorporación del ion, respectivamente; K_M sería la concentración iónica en el medio externo que produce una velocidad de incorporación igual a la mitad de la máxima y S sería la concentración del ion en el medio externo. La evidente analogía con los sistemas enzimáticos sugería que el transporte iónico de tipo 1 podría estar mediado por proteínas de membrana que tendrían una relación de especificidad por los iones similar a la que existe entre un enzima y el sustrato. En lugar de catalizar su transformación en producto, las proteínas de transporte catalizarían el tránsito de los iones de un lado al otro de las membranas. Este tipo de

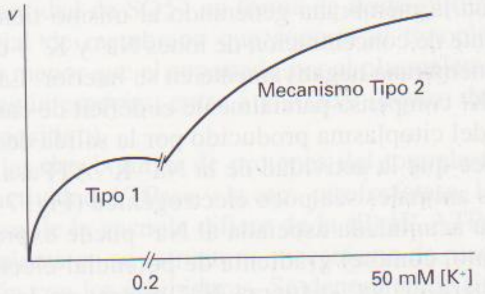


Figura 7-3. Cinética bifásica de incorporación de K^+ en raíces de cebada. Para este tipo de plantas el cambio de cinética tiene lugar entre 0.2 y 0.5 mM.

proteínas recibió el nombre de **transportadores** (*carriers*) o **permeasas** y su actividad se asoció a un transporte activo.

El mecanismo de tipo 2, mucho menos específico y mucho más dependiente de la concentración externa, se asoció a un transporte pasivo (difusivo). No obstante, algunos autores de la época, usando métodos más finos, fueron capaces de resolver en más de una cinética el componente lineal y llamaron a la cinética, en su conjunto, **multifásica**, que parecía sugerir un esquema más complejo.

Gracias a los estudios de Epstein, por primera vez se habló de afinidad en referencia a los sistemas de transporte, variable de extraordinaria importancia para explicar correctamente el uso de los recursos minerales del suelo, la competencia y la productividad de las especies vegetales.

4. ENERGÉTICA DE LAS MEMBRANAS VEGETALES

El transporte de iones, ya sea pasivo o activo, requiere energía, física en el primer caso y metabólica en el segundo. En una célula, la fuente de energía es el metabolismo, que produce energía química y poder reductor. La energía metabólica se transforma en energía útil para el transporte de iones en las membranas a través de la actividad de las **bombas primarias**. Estas bombas son proteínas de membrana que mueven iones (masa y carga) en contra de su gradiente de potencial electroquímico, utilizando energía metabólica y generando gradientes tanto de concentración como eléctricos. El transporte de iones que tiene lugar a través de las bombas primarias se denomina **transporte primario**. Debido a la capacidad de las bombas primarias para generar diferencias de potencial eléctrico al tiempo que catalizan la hidrólisis del ATP, las bombas primarias reciben el nombre de **electroenzimas**.

La bomba primaria de las células animales es la bomba Na^+-K^+ que impulsa la salida de 3 iones Na^+ y la entrada de 2 iones K^+ consumiendo ATP. La energía contenida en el enlace rico en energía del ATP se acumula en la membrana generando al mismo tiempo un gradiente de concentración de iones Na^+ y K^+ y cargando la membrana negativamente en su interior. La entrada de K^+ compensa parcialmente el déficit de carga positiva del citoplasma producido por la salida de Na^+, y eso hace que la actividad de la Na^+-K^+ ATPasa de las células animales sea poco electrogénica (Fig. 7-4). La energía acumulada asociada al Na^+ puede expresarse, por tanto, como el gradiente de potencial electroquímico para el Na^+ o fuerza Na^+ motriz en la que el componente asociado a la asimetría de concentración de Na^+ es más importante que el componente eléctrico.

4.1. La bomba primaria que «energetiza» al plasmalema es una ATPasa de protones

Las células vegetales no tienen bombas Na^+-K^+. La bomba primaria del plasmalema es una bomba de protones que los saca del citoplasma y los vierte al exterior consumiendo ATP (**ATP fosfohidrolasa de protones** o **H^+-ATPasa**) (Fig. 7-4). La energía metabólica, en el caso de las membranas vegetales, se acumula en forma de asimetría en la concentración de H^+ y como diferencia de potencial eléctrico entre el citoplasma y el exterior, es decir, como gradiente de potencial electroquímico de protones o fuerza H^+ motriz:

$$\Delta \tilde{\mu}_{H^+}/F = E_m - E^N_{H^+}$$

En el caso de las células vegetales, el componente eléctrico es mucho más importante que la asimetría de concentración por dos razones. En primer lugar, en el funcionamiento de la H^+-ATPasa no existe un flujo asociado de otro ion que compense, ni siquiera parcialmente como en células animales, el déficit de carga positiva del citoplasma. Esto hace que el potencial de membrana de las células vegetales sea muy negativo, entre −160 y −250 mV según la especie. En segundo lugar, la asimetría de protones que genera la bomba se disipa parcialmente debido a la capacidad amortiguadora del medio externo, por un lado, y a los mecanismos de homeostasis del pH del citoplasma, por otro (Fig. 7-5).

En la literatura bioquímica, las H^+-ATPasa del plasmalema se denominan de **tipo P** porque forman una unión covalente con el fosfato, proveniente del ATP, durante cada ciclo de bombeo de H^+ al exterior. Debido a la particular unión con el Pi durante la catálisis, las H^+-ATPasas del plasmalema son sensibles a la presencia de ortovanadato, ya que este ion bloquearía el lugar de unión para el fosfato. En vesículas aisladas del plasmalema, la presencia de concentraciones de este ion del orden micromolar (μM) inhibe la actividad de la bom-

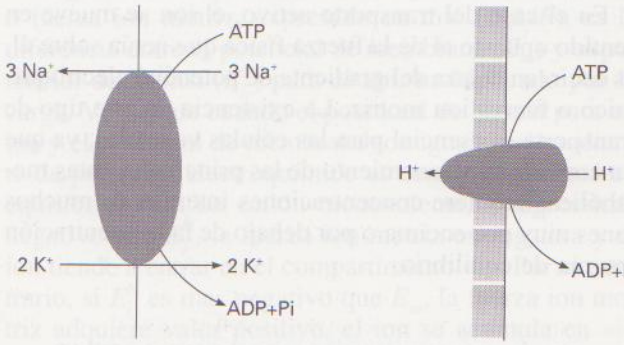


Figura 7-4. Bomba Na^+-K^+ de células animales y bomba de H^+ (H^+-ATPasa) en células vegetales. En las células animales la salida de carga positiva asociada al Na^+ se compensa parcialmente por la entrada de K^+. En células vegetales, el bombeo de H^+ no está acoplado al flujo de ningún otro ion.

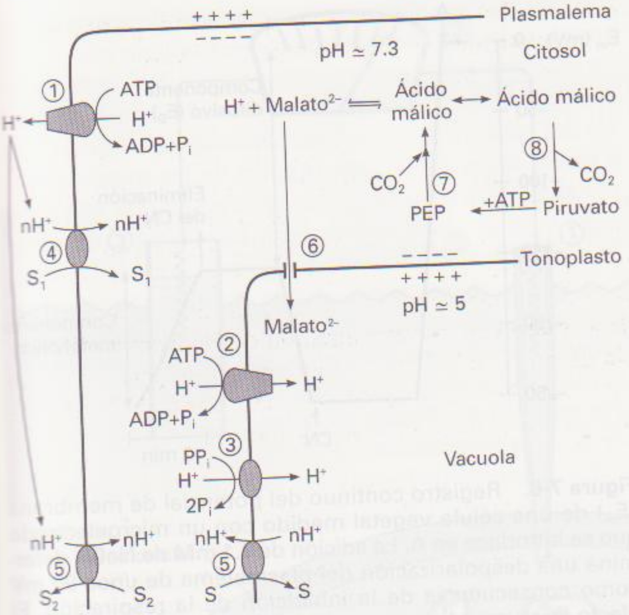


Figura 7-5. Flujo de protones y regulación del pH citoplasmático de una célula vegetal. 1) H^+-ATPasa de tipo P, bomba primaria que transforma energía metabólica (ATP) en fuerza protón motriz ($\Delta\tilde{\mu}_{H^+}/F$) en el plasmalema. 2) H^+-ATPasa, tipo V, del tonoplasto. 3) Pirofosfatasa. 4) Sistema de cotransporte (simporte). 5) Sistema de transporte invertido o antiporte. 6) Canal aniónico permeable al malato. 7) Fosfoenolpiruvato carboxilasa. 8) Enzima málica.

ba, si bien *in vivo* la inhibición es mucho más pequeña debido probablemente a la escasa permeabilidad de las membranas a este ion. Por esta razón, cuando se pretende una inhibición de la bomba se usan inhibidores de la respiración, cianuro o azida por ejemplo, que cortan el suministro de ATP a la bomba, incluso en células fotosintéticas iluminadas. Es importante destacar que la actividad de la H^+-ATPasa y, en consecuencia, el E_m de las células vegetales, sean fotosintéticas o no, se mantiene en oscuridad; por tanto, igual que en las células animales, el ATP que usan proviene mayoritariamente del metabolismo respiratorio (véase Capítulo 14).

Además de la H^+-ATPasa, las plantas poseen en el plasmalema un segundo tipo de bomba primaria. Se trata de una **Ca^{2+}-H^+ ATPasa**, que saca Ca^{2+} del citoplasma al tiempo que incorpora H^+ en un proceso igualmente dependiente de ATP. Esta bomba es también del tipo P ya que el bombeo de Ca^{2+} requiere la formación de un intermediario fosfatado durante la catálisis. La contribución de esta bomba a la acumulación de energía en el plasmalema es muy pequeña ya que, además de ser menos electrogénica que la H^+-ATPasa, es mucho menos activa que ésta. Su función es evacuar Ca^{2+} del citoplasma, para mantener su concentración en torno a 0.1 μM en este compartimento celular.

Algunos hongos, cuando se adaptan a un medio alcalino y con Na^+, expresan una bomba primaria en la que el flujo de salida de Na^+ está acoplado a la entrada de H^+ con consumo de ATP. El funcionamiento de esta **bomba de sodio** es simultáneo al funcionamiento de la H^+-ATPasa de la membrana citoplasmática y la bomba es electroneutra, es decir, no contribuye al E_m. Su función está relacionada con la disminución de la concentración interna de Na^+, que entra de forma pasiva a través de los canales de K^+.

Por último, el alga verde marina *Acetabularia*, en lugar de una bomba de protones, tiene como sistema para «energetizar» al plasmalema una Cl^--ATPasa que emplea ATP en el transporte electrogénico de Cl^-. Aunque esta bomba ha sido bien caracterizada desde el punto de vista funcional, aún permanece oscuro el sistema de reciclado del Cl^-. Algunos autores sugieren que la salida de Cl^- del citoplasma se produce coincidiendo con despolarizaciones periódicas que, espontáneamente, ocurren en esta especie y parecen coincidir con disminuciones en la turgencia. Otros sostienen que el Cl^- es acumulado en vesículas intracelulares y liberado al medio por exocitosis.

4.2. Las bombas primarias del tonoplasto son una ATPasa de protones y una pirofosfatasa

El **tonoplasto** es la membrana que delimita la vacuola. Aunque se sabe desde hace mucho que la vacuola es el compartimento donde las células vegetales almacenan agua y solutos (véanse Capítulos 1 y 2), hace relativamente poco tiempo que se conocen los mecanismos, asociados al tonoplasto, responsables de dicha función.

La fuerza que impulsa la acumulación de agua y la génesis de turgencia en las células vegetales es osmótica (véase Capítulo 2). A su vez, el origen del potencial osmótico es la acumulación de iones, principalmente K^+, en la vacuola. La energía que se emplea en el tonoplasto para mover iones está asociada a la actividad de bombas primarias. En el tonoplasto existen dos tipos de bomba primaria, ambos bombean protones hacia el interior de la vacuola; por esta razón, el lumen vacuolar es típicamente ácido y positivo. Medidas directas del pH de la vacuola con microelectrodos indican que se encuentra alrededor de 5, aunque hay organismos vegetales que pueden llegar a tener un pH de 1, como es el caso del alga parda marina *Desmarestia*, que acumula gran cantidad de SO_4^{2-} en forma de ácido sulfúrico. El potencial de membrana que soporta el tonoplasto es mucho menor que el soportado por el plasmalema y oscila, según especies, entre 5 y 20 mV (dentro de la vacuola positivo).

De las dos bombas de protones del tonoplasto, una tiene actividad ATPasa y la otra, pirofosfatasa. La **H^+-ATPasa** de la vacuola difiere de la (P) H^+-ATPasa del plasmalema en su estructura, mecanismo de reacción y relación con los inhibidores. Se denomina de **tipo V** y se parece mucho a otras bombas de protones presentes en las endomembranas de las células eucariotas. Mientras que las H^+-ATPasa de tipo P, presentes en el plasmalema, son un polipéptido simple de unos 100 kDa, las ATPasa del tipo V se componen de un complejo que atraviesa la membrana proporcionando un poro para los protones y una fracción externa, fácilmente separable de la primera, donde reside la capacidad de hidrolizar ATP. Se parecen a las ATPasa que existen en tilacoides y en la membrana interna de la mitocondria y, por eso, se cree que tienen un origen común.

La **pirofosfatasa** de la vacuola (H^+-PP_iasa) también cataliza el transporte de H^+ al interior de la vacuola, pero usa pirofosfato (PP_i) como fuente de energía. Esta enzima, exclusiva de las plantas, se compone de un polipéptido simple de unos 80 kDa y su actividad requiere la presencia indispensable de Mg^{2+}, K^+ y H^+. El papel fisiológico de la H^+-PP_iasa está aún por determinar. ¿Por qué existen dos bombas primarias en una membrana con (aparentemente) la misma función? Algunos autores sugieren que sirve para acumular la energía asociada al PP_i como fuerza protón motriz en el tonoplasto, lo que ayudaría a estabilizar los niveles citoplasmáticos de PP_i en equilibrio con la actividad de otras enzimas relacionadas. Otros piensan que la H^+-PP_iasa de la vacuola transportaría K^+ además de H^+ al lumen vacuolar con lo que su función sería diferente.

5. PAPEL DE LAS BOMBAS PRIMARIAS EN LA GENERACIÓN DEL POTENCIAL DE MEMBRANA

En todas las células vivas, el potencial de membrana es siempre negativo en el citoplasma con respecto al medio externo. La adición de inhibidores de la actividad de la H^+-ATPasa o de la respiración produce, en células vegetales, una despolarización parcial del plasmalema (Fig. 7-6). Al potencial residual que queda cuando la bomba primaria está inhibida se denomina **potencial de difusión** (E_D) y es reflejo de la asimetría de todos los iones entre el citoplasma y el exterior de las células. Los iones que más contribuyen al E_D son tres: K^+, Na^+ y Cl^- aunque en la mayoría de las plantas la contribución del K^+ es la más importante debido a la mayor permeabilidad de las membranas vegetales al K^+ con respecto a cualquier otro ion. El potencial de difusión puede calcularse a partir de la asimetría de estos tres iones mediante la **ecuación de Goldman**:

$$E_D = \frac{RT}{F} \ln \frac{P_{K}C^{e}_{K^+} + P_{Na^+}C^{e}_{Na} + P_{Cl}C^{i}_{Cl^-}}{P_{K^+}C^{i}_{K^+} + P_{Na^+}C^{i}_{Na^+} + P_{Cl^-}C^{e}_{Cl^-}}$$

donde P_{K^+}, P_{Na^-} y P_{Cl^-} son las permeabilidades de la membrana para el K^+, Na^+ y Cl^-, respectivamente.

El origen del potencial de difusión es la asimetría de los iones que impone la actividad de la H^+-ATPasa en el plasmalema. El déficit de carga positiva en el interior de las células tiende a ser compensado por flujos pasivos de iones que tenderán a estar en equilibrio. El ion cuya permeabilidad es mayor presentará una mayor velocidad de difusión a través de la membrana y, por tanto, es el que responderá más rápidamente a variaciones en la fuerza ion motriz. En una hipotética membrana semipermeable para el K^+, Na^+ y Cl^-, donde la permeabilidad relativa sea 1, 0.1 y 0.01, la actividad de una H^+-ATPasa que genere un potencial de membrana de −100 mV permitiría, en el equilibrio, acumular 100 veces la concentración externa de K^+ y Na^+ y excluir 100 veces la concentración interna de Cl^-.

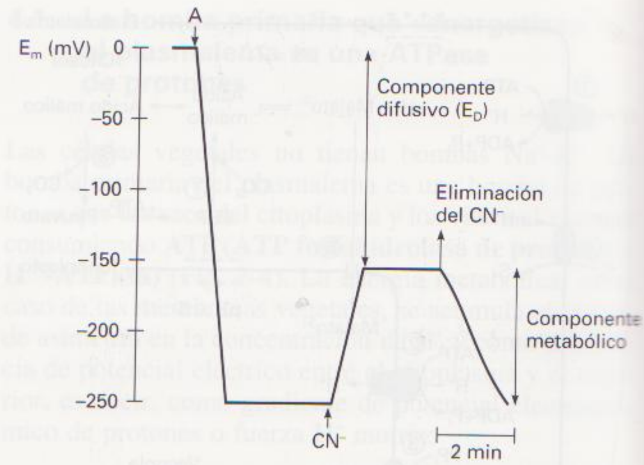


Figura 7-6. Registro continuo del potencial de membrana (E_m) de una célula vegetal medido con un microelectrodo que se introduce en A. La adición de 0.1 mM de NaCN determina una despolarización del plasmalema de unos 90 mV como consecuencia de la inhibición de la respiración. El efecto es reversible, ya que, tras lavar el cianuro, el E_m vuelve a su valor de reposo. Este experimento permite observar los dos componentes del E_m en células vegetales, uno dependiente directamente del metabolismo y otro difusivo que depende de la asimetría de iones positivos y negativos dentro y fuera de la célula, potencial de difusión (E_D) que puede calcularse mediante la ecuación de Goldman.

El potencial de membrana se mide de dos formas: mediante cationes lipofílicos o directamente mediante microelectrodos. En el primer caso se trata de añadir al medio de ensayo, que contiene las células cuyo potencial se quiere medir, una sustancia a la que las membranas sean permeables y que, además, esté cargada positivamente. Tal ion se distribuirá a ambos lados de la membrana hasta alcanzar el equilibrio. Conociendo la cantidad que ha quedado fuera de la célula y la que se ha incorporado, se aplica la ecuación de Nernst para calcular el potencial de membrana. Uno de los cationes lipofílicos mas usados es el TPP^+ (tetrafenilfosfonio), cuya concentración se mide por potenciometría o marcándolo con un isótopo radiactivo. Esta técnica se emplea en células procariotas o en orgánulos procedentes de células eucariotas. La principal limitación de este método para calcular el E_m de células eucariotas reside en que, una vez incorporado al citoplasma, el catión lipofílico tiende a acumularse, a su vez, en los distintos orgánulos según el E_m de cada uno de ellos. La ecua-

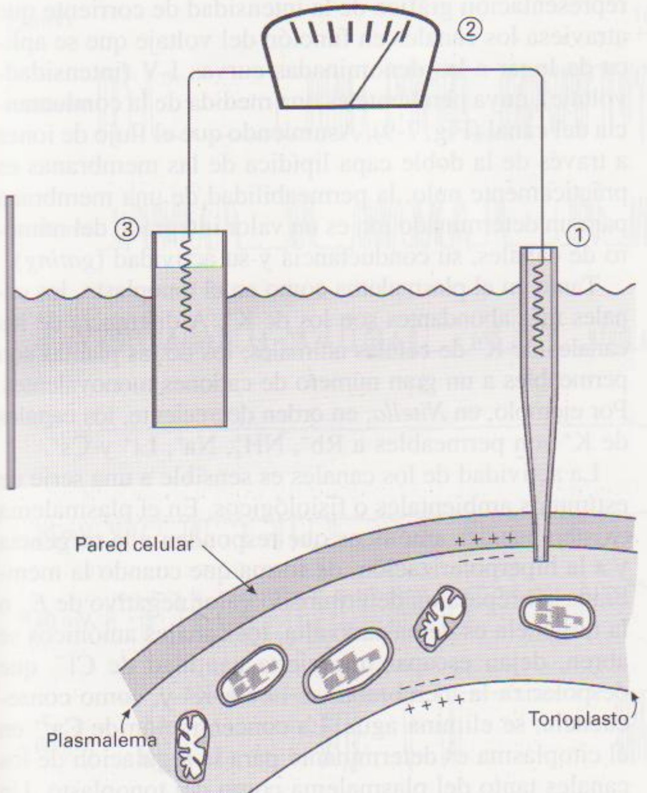


Figura 7-7. Medida del potencial de membrana en células vegetales mediante microelectrodos. Tanto éstos (1) como el electrodo de referencia (3) se llenan de KCl 0.5 M y se conectan a un voltímetro de alta impedancia (2). El microelectrodo ha de atravesar la pared celular y alojarse en el plasmalema en contacto con el citoplasma sin tocar el tonoplasto.

ción de Nernst no puede aplicarse en este caso y han de usarse sistemas más complejos y menos fiables para calcular el E_m.

El segundo método consiste en la medida directa del E_m mediante **microelectrodos** (Fig. 7-7). Éstos se fabrican calentando un capilar de vidrio y estirándolo hasta que el diámetro de la punta alcanza entre 0.2 y 0.6 μm. El interior se llena de una solución 0.5 M de KCl. Fuera de la célula, e inmerso en el medio de ensayo, se sitúa un electrodo de referencia, lleno con la misma solución solidificada con agar al 3 %. El microelectrodo y el electrodo de referencia se conectan a un voltímetro de alta impedancia que medirá directamente el potencial de membrana. A principios de siglo, los microelectrodos se hacían a mano y se insertaban dentro de células vegetales gigantes; por eso, *Chara* y *Nitella* son tan populares en experimentos de electrofisiología. Hoy día los microelectrodos se fabrican con aparatos especialmente diseñados, que permiten estandarizar, tanto la forma, como el diámetro de la punta. Además, el uso de micromanipuladores acoplados a microscopios permite la medida de potenciales de membrana en un número creciente de especies y tipos celulares.

Un problema clásico que surge cuando se mide el E_m de células vegetales es la localización de los microelectrodos. En plantas, la vacuola ocupa muchas veces más del 90 % del volumen del citoplasma, lo que hacía pensar a muchos autores que lo que medían era la diferencia de potencial entre la vacuola y el exterior, y no entre el citoplasma y el medio externo. Al final de la década de los ochenta, el uso frecuente de microelectrodos de pH demostró que, en casi todos los casos, los microelectrodos se situaban en el citoplasma, ya que éste era ligeramente alcalino, en torno a un pH de 7.3 frente al pH ácido, en torno a 5, que se mide en la vacuola.

6. TRANSPORTE SECUNDARIO DE IONES

El transporte secundario consume la energía acumulada en las membranas por las bombas primarias. El consumo de energía debido a la actividad del transporte secundario se refleja en la despolarización de la membrana. A diferencia del transporte primario, que genera una diferencia de potencial eléctrico y es, por tanto, electrogénico, el transporte secundario disipa la diferencia de potencial acumulada en la membrana y es, por tanto, **electroforético**. El transporte secundario de iones se establece a través de dos tipos de proteínas de membrana: **canales iónicos,** en el caso del transporte pasivo, y **transportadores** (*carriers*), en el caso del transporte activo.

6.1. El flujo pasivo de iones tiene lugar a través de canales

Los **canales** son proteínas que funcionan como poros selectivos en la membrana. Su distribución es prácticamente universal en las membranas de todas las células y orgánulos celulares. En plantas se han descrito hasta la fecha distintos tipos de canales para K^+, para Ca^{2+} y para Cl^-. Recientemente se han descubierto canales para el agua, denominados **acuaporinas**, especialmente abundantes en membranas sometidas a un flujo grande de agua. Los canales iónicos no sólo aparecen en el plasmalema, sino que también están presentes en el tonoplasto, retículo endoplásmico, mitocondria, membrana interna del cloroplasto y membrana tilacoidal. Un canal de K^+ típico estaría constituido por cuatro subunidades de entre 65 y 100 kDa que formarían el poro y que contendrían un filtro de selectividad y sensores a distintos tipos de estímulos.

A finales de los años setenta, dos investigadores alemanes, Neher y Sakmann, usaron una técnica nueva para el estudio de los flujos iónicos en las membranas. Se trataba de, en vez de insertar electrodos muy finos dentro de las células, adherir un electrodo de punta roma a la superficie de éstas. La técnica se denominó *patch-clamp* y su aplicación a células vegetales requiere disgregar las células del tejido y eliminar la pared celular mediante un tratamiento con diversas enzimas celulolíticas. Se obtiene entonces una célula vegetal sin pared que se denomina **protoplasto**.

La adhesión firme del electrodo a la superficie del protoplasto se llama **sellado** y se detecta por la alta resistencia que presenta al paso de la corriente eléctrica, que se sitúa alrededor de 10^9 ohmios (GΩ). Mediante esta técnica es posible medir la corriente asociada al flujo de iones a través de la pequeña superficie que queda sellada por el electrodo y que se debe a la actividad de unos pocos canales. También es posible, haciendo un agujero en la membrana del protoplasto, registrar el paso de la corriente a través de todo el plasmalema (Fig. 7-8).

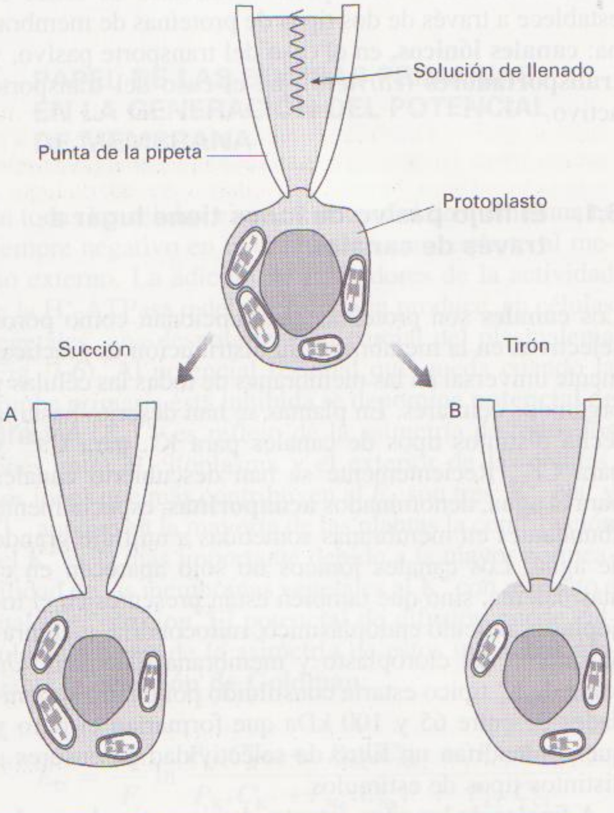


Figura 7-8. Esquema de la configuración de la pipeta y del protoplasto en un experimento de *patch-clamp*. La pipeta debe quedar firmemente adherida al exterior de la célula (sellado) tras lo cual, succionando o tirando, se puede acceder al interior de la célula (A) o retirar una pequeña porción del plasmalema (B). En el primer caso se registra la actividad de los sistemas de transporte de toda la célula y, en el segundo, la actividad de los que se encuentran incluidos en el pequeño trozo que se retira.

Los experimentos de *patch-clamp* revelan que los canales están abriéndose y cerrándose continuamente a una velocidad altísima (Fig. 7-9). A esta propiedad de abrirse y cerrarse se denomina *gating* y la probabilidad de apertura refleja la actividad del canal. El flujo de iones a través de los canales es, pues, un proceso discontinuo. La cantidad de iones que fluyen a través de un canal cuando está abierto, está determinada por su conductancia y por la magnitud de la fuerza ion motriz. La representación gráfica de la intensidad de corriente que atraviesa los canales en función del voltaje que se aplica da lugar a las denominadas curvas I-V (intensidad-voltaje), cuya pendiente es una medida de la conductancia del canal (Fig. 7-9). Asumiendo que el flujo de iones a través de la doble capa lipídica de las membranas es prácticamente nulo, la permeabilidad de una membrana para un determinado ion es un valor integrado del número de canales, su conductancia y su actividad (*gating*).

Tanto en el plasmalema como en el tonoplasto, los canales más abundantes son los de K^+. A diferencia de los canales de K^+ de células animales, los de las plantas son permeables a un gran número de cationes monovalentes. Por ejemplo, en *Nitella*, en orden decreciente, los canales de K^+ son permeables a Rb^+, NH_4^+, Na^+, Li^+ y Cs^+.

La actividad de los canales es sensible a una serie de estímulos ambientales o fisiológicos. En el plasmalema existen canales aniónicos que responden a la turgencia y a la hiperpolarización, de forma que cuando la membrana sobrepasa un determinado valor negativo de E_m o la turgencia es demasiado alta, los canales aniónicos se abren, dejan escapar una cierta cantidad de Cl^- que despolariza la membrana, se libera K^+ y, como consecuencia, se elimina agua. La concentración de Ca^{2+} en el citoplasma es determinante para la regulación de los canales tanto del plasmalema como del tonoplasto. Un incremento en la concentración de Ca^{2+} libre en el citoplasma de las células oclusivas, como respuesta a oscuridad o al ABA, induce el cierre de canales de entrada de K^+ y la apertura de canales de salida de K^+ y de canales aniónicos, lo que determina la pérdida de turgencia de las células oclusivas y, en consecuencia, el cierre del estoma (véase Capítulo 3). El máximo de Ca^{2+} que induce el cierre de los estomas puede estar ocasionado por la activación de proteínas G, inositol-1,4,5-trifosfato (IP_3) o ABA, ya que inducen la entrada de Ca^{2+} en el citoplasma y, en el caso del IP_3, la liberación de Ca^{2+} de la vacuola (véanse Capítulos 18 y 22).

6.2. El transporte activo secundario tiene lugar a través de transportadores

Además de las bombas primarias y de los canales iónicos, los transportadores (*carriers*) son el tercer gran grupo de proteínas de membrana que intervienen en el tráfico de iones en la célula. Su función es incorporar o liberar iones o moléculas en contra del gradiente de potencial electroquímico; por lo tanto, transportan los iones de forma activa, empleando para ello la energía acumulada en la membrana por la actividad de las bombas primarias. En el caso de las plantas, esta energía se acumula como fuerza protón motriz ($\Delta\tilde{\mu}_{H+}/F$) y son, por tanto, protones los iones que impulsan el transporte activo secundario en la célula vegetal.

Según sea el sentido del flujo del **ion motriz** con respecto al ion que se transporta, se distinguen dos modelos funcionales de transportador: cotransporte o simpor-

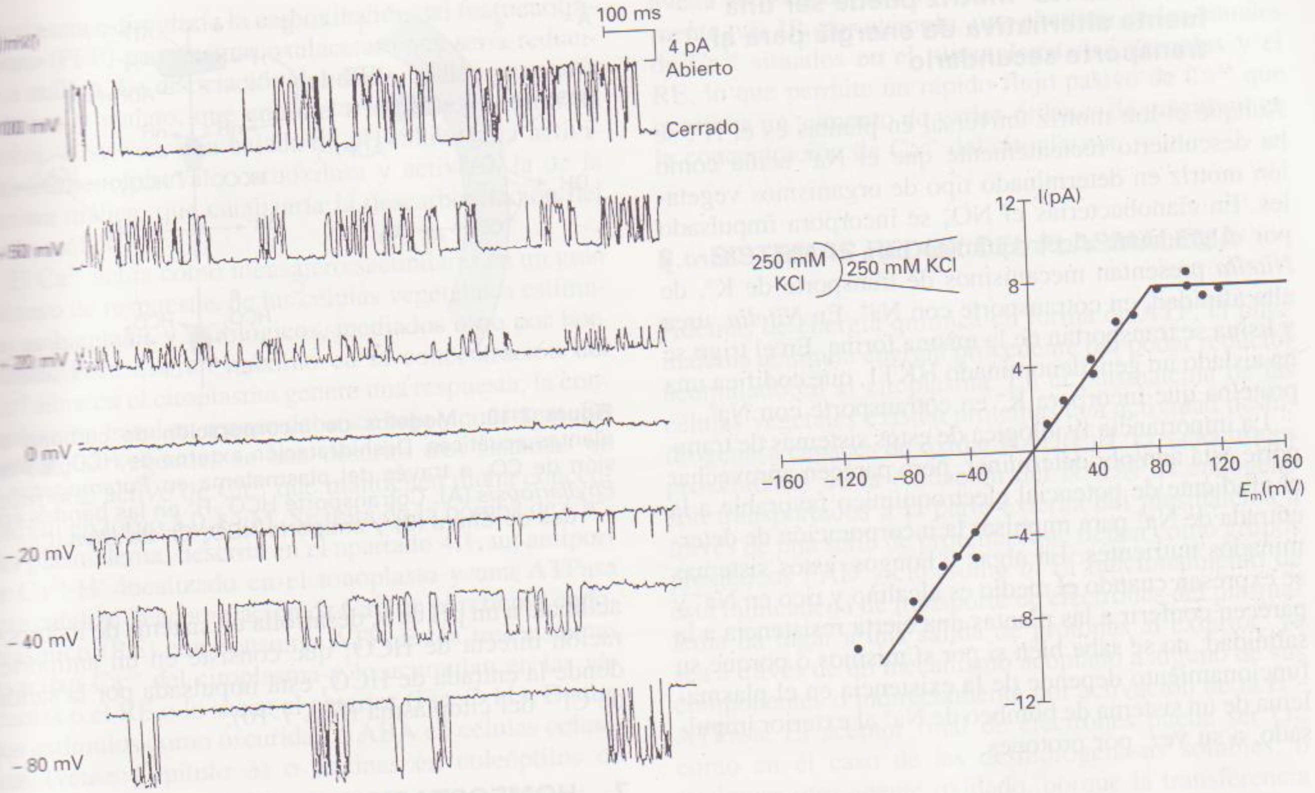


Figura 7-9. Registro continuo de la intensidad de corriente asociada al flujo de K^+ a través de un pequeño trozo de plasmalema durante un experimento de *patch-clamp*. La intensidad de corriente que atraviesa los canales es proporcional a la diferencia de potencial eléctrico que se aplica a ambos lados de la membrana. En este caso, se trata de un canal reversible. La representación gráfica de la intensidad de corriente que atraviesa los canales, en función del voltaje aplicado, da lugar a las curvas I-V, cuya pendiente es un estimador de la conductancia del canal.

te y transporte invertido o antiporte. En el primer caso, la entrada a la célula del ion motriz impulsa la entrada de un ion o molécula en contra del gradiente de potencial electroquímico. En el segundo caso, la entrada en la célula del ion motriz impulsa la salida de la célula de un ion o una molécula en contra del gradiente de potencial electroquímico. Desde el punto de vista energético, es imprescindible que la energía asociada al ion motriz sea mayor que la energía necesaria para mover el ion que se transporta. El balance energético entre ambos iones determinará, a su vez, la estequiometría entre ambos. Veamos un ejemplo:

El NO_3^- en plantas es incorporado a las células en cotransporte con protones (véase Capítulo 15). Si la célula tiene un potencial de membrana de –200 mV, un pH citoplasmático de 7.3 y una concentración citoplasmática de NO_3^- de 1 mM y la situamos en un medio que contiene 0.1 mM de NO_3^- a pH 7.3, se necesitarán dos protones para que la incorporación de una molécula de NO_3^- sea termodinámicamente posible. En esas condiciones, la fuerza asociada al ion motriz, $\Delta \tilde{\mu}_{H+}/F$, es igual a $nz(E_m - E^N_{H^+})$, siendo «n» el número de H^+ implicados en el transporte. Si el pH dentro y fuera de la célula es el mismo, $E^N_{H^+}$ vale cero y $\tilde{\mu}_{H+}/F$ es igual al potencial de membrana: – 200 mV. En cambio, el potencial del Nernst para el NO_3^- es +58 mV, con lo que la fuerza ion motriz que actúa sobre este ion será +258 mV. Un solo protón será, en estas condiciones, incapaz de impulsar el transporte de NO_3^-. Sin embargo, dos protones duplicarían la fuerza protón motriz, siendo ya más que suficiente para que el NO_3^- se incorpore.

Los principales nutrientes que necesitan las plantas se incorporan en cotransporte con protones. Así parecen incorporarse, según el mecanismo de alta afinidad (o mecanismo 1 según la terminología de Epstein), NO_3^-, NH_4^+, $H_2PO_4^-$, SO_4^{2-}, Cl^-, K^+ y algunas moléculas más grandes como acetato, glucosa o algunos aminoácidos. De esta forma se transporta la sacarosa al interior de las células del floema, siendo este mecanismo esencial para la **carga** del mismo.

Debido al sentido en el que se orienta la fuerza protón motriz, los sistemas de transporte invertido o antiporte son especialmente abundantes en el tonoplasto. En esa membrana, el flujo de salida de H^+ está acoplado al flujo de entrada de K^+ y Na^+. No obstante, el proceso de exclusión de Na^+ del citoplasma parece estar también asociado a la existencia de un antiporte H^+-Na^+ en el plasmalema.

6.3. La fuerza Na^+ motriz puede ser una fuente alternativa de energía para el transporte secundario

Aunque el ion motriz universal en plantas es el H^+, se ha descubierto recientemente que el Na^+ actúa como ion motriz en determinado tipo de organismos vegetales. En cianobacterias el NO_3^- se incorpora impulsado por el gradiente electroquímico para el Na^+. *Chara* y *Nitella* presentan mecanismos de transporte de K^+, de alta afinidad, en cotransporte con Na^+. En *Nitella*, urea y lisina se transportan de la misma forma. En el trigo se ha aislado un gen, denominado HKT1, que codifica una proteína que incorpora K^+ en cotransporte con Na^+.

La importancia fisiológica de estos sistemas de transporte está aun por determinar, pero parecen aprovechar el gradiente de potencial electroquímico favorable a la entrada de Na^+ para impulsar la incorporación de determinados nutrientes. En algas y hongos, estos sistemas se expresan cuando el medio es alcalino y rico en Na^+ y parecen conferir a las plantas una cierta resistencia a la salinidad, no se sabe bien si por sí mismos o porque su funcionamiento depende de la existencia en el plasmalema de un sistema de bombeo de Na^+ al exterior impulsado, a su vez, por protones.

6.4. Algunas plantas acuáticas incorporan el carbono inorgánico para la fotosíntesis a través de transportadores

La fuente de carbono inorgánico para la fotosíntesis de las plantas terrestres es el CO_2, pero las plantas acuáticas están expuestas a otras formas de carbono inorgánico en función del pH donde viven. A medida que el pH del medio aumenta, el CO_2 disuelto en agua se hidrata y forma HCO_3^-. A un pH poco mayor de 8, prácticamente el 100 % del carbono inorgánico disponible para la fotosíntesis es HCO_3^-. Para tener acceso a esta fuente de carbono, algunas plantas dulceacuícolas alcalófilas y plantas marinas desarrollan estrategias diversas. Algunas segregan al espacio periplásmico la enzima **anhidrasa carbónica** (CA), que cataliza la interconversión de CO_2 en HCO_3^-; el bicarbonato es deshidratado externamente y el CO_2 difunde a través del plasmalema al citoplasma. Este parece ser el caso del alga parda marina *Phyllariopsis* o de la angiosperma dulceacuícola *Potamogeton* (Fig. 7-10). En Characeas el HCO_3^- se incorpora al citoplasma en cotransporte con H^+, el HCO_3^- es deshidratado internamente en una reacción catalizada por la CA interna y los OH^- que se generan se liberan al exterior, a favor del gradiente de potencial electroquímico, a través de canales aniónicos. Los mecanismos de incorporación de HCO_3^- y de liberación de OH^- están separados espacialmente, lo que da lugar a regiones ácidas y regiones alcalinas. En *Monoraphidium* el sistema de transporte de HCO_3^- parece estar estimulado por luz azul. Por último, el alga marina *Ulva*, cuando se aclimata a un pH de 9, desarrolla un sistema de incorporación directa de HCO_3^- que consiste en un antiporte, donde la entrada de HCO_3^- está impulsada por la salida de Cl^- del citoplasma (Fig. 7-10).

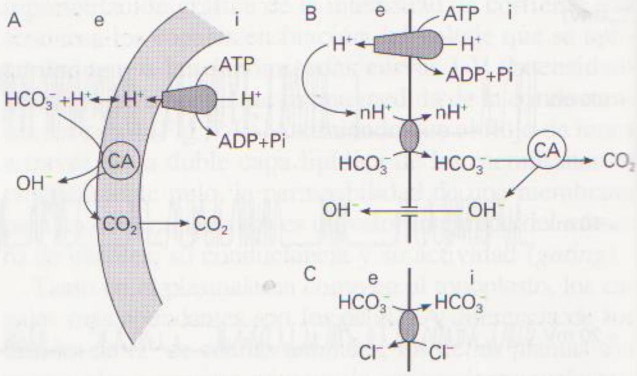


Figura 7-10. Modelos de incorporación de carbono en plantas acuáticas. Deshidratación externa de HCO_3^- y difusión de CO_2 a través del plasmalema en *Potamogeton* y *Phyllariopsis* (A). Cotransporte HCO_3^--H^+ en las bandas ácidas de *Chara* (B) y antiporte HCO_3^--Cl^- de *Ulva* (C).

7. HOMEOSTASIS DEL POTENCIAL DE MEMBRANA Y DEL pH Y CALCIO LIBRE DEL CITOPLASMA

Los desajustes en el balance de cargas asociadas al flujo de iones se compensan con variaciones en la actividad de la bombas primarias y en la actividad de los canales de K^+ y Cl^- (canales aniónicos). Cuando la membrana se despolariza, debido al transporte masivo de un ion, se incrementa la actividad de la H^+-ATPasa del plasmalema, ya que bombea protones en contra de una menor fuerza protón motriz. Al mismo tiempo, se abren canales de salida de K^+, lo que permite una rápida repolarización de la membrana. En cambio, cuando la membrana se hiperpolariza, el funcionamiento de la H^+-ATPasa del plasmalema se ralentiza (bombea protones en contra de una mayor fuerza protón motriz) y se abren canales aniónicos, lo que permite una salida de iones negativos, principalmente Cl^-, que despolariza parcialmente la membrana.

El pH del citoplasma de las células vegetales es muy constante y no parece diferir mucho entre especies. Las bombas primarias situadas tanto en el plasmalema como en el tonoplasto evacúan protones del citoplasma de forma continua (véase Fig. 7-5). Una buena parte de los protones que se liberan al apoplasto o al lumen vacuolar vuelve al citoplasma a través de los sistemas de transporte activo secundario del plasmalema y tonoplasto. El déficit citoplasmático de H^+ originado por la dilución en el apoplasto, o por la diversa estequiometría de los transportadores, es compensado con la síntesis de ácidos orgánicos de bajo peso molecular como, por ejemplo, el ácido málico. Así, una alcalinización del citoplasma estimularía la carboxilación del fosfoenolpiruvato (PEP) para formar oxalacetato que sería reducido a málico. La disociación del ácido málico generaría protones y malato, que entraría a la vacuola de forma pasiva. A su vez, una bajada de pH inhibiría la actividad fosfoenolpiruvato carboxilasa y activaría la de la enzima málica, que catalizaría la descarboxilación del ácido málico.

El Ca^{2+} actúa como mensajero secundario en un gran número de respuestas de las células vegetales a estímulos ambientales y fisiológicos, mediados o no por hormonas. Para que un máximo en la concentración del Ca^{2+} libre en el citoplasma genere una respuesta, la concentración basal en reposo debe ser baja y constante. En las células vegetales se han descrito tres sistemas de transporte activo de Ca^{2+} que mantienen dicha concentración en torno a 0.1 μM. Se trata de la bomba de Ca^{2+} del plasmalema, descrita en el apartado 4.1, un antiporte Ca^{2+}-H^+ localizado en el tonoplasto y una ATPasa que cataliza la acumulación de Ca^{2+} en el retículo endoplásmico (RE) con consumo ATP. Estos tres sistemas evacuan Ca^{2+} del citoplasma y lo acumulan en las vacuolas o el RE o lo sacan al exterior (Fig. 7-11). Distintos estímulos como oscuridad o ABA en células oclusivas (véase Capítulo 3) o auxinas en coleóptilos de avena (véase Capítulo 19), inducen directa o indirectamente, vía IP_3 por ejemplo, una abertura de los canales de Ca^{2+} situados en el plasmalema, las vacuolas y el RE, lo que permite un rápido flujo pasivo de Ca^{2+} que ocasiona un aumento de varios órdenes de magnitud en la concentración de Ca^{2+} del citoplasma.

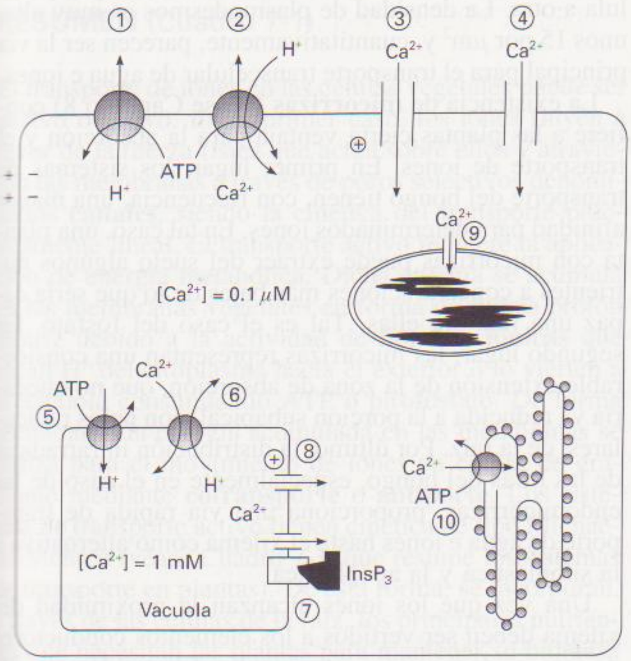


Figura 7-11. Tráfico de Ca^{2+} en una célula vegetal. 1) H^+-ATPasa que «energetiza» el plasmalema e impone un gradiente de potencial electroquímico para H^+ y un potencial de membrana (E_m) negativo en el citoplasma con respecto al exterior. 2) Ca^{2+}-ATPasa del plasmalema. 3) y 4) Distintos tipos de canales de Ca^{2+}. 5) H^+-ATPasa de la vacuola. 6) Antiporte Ca^{2+}-H^+ del tonoplasto. 7) y 8) Canales de Ca^{2+} del tonoplasto; el signo + y el $InsP_3$ significan que los canales se activan por voltaje y por inositol 1-4-5 trifosfato. 9) Canal de Ca^{2+} en el cloroplasto. 10) Ca^{2+}-ATPasa del retículo endoplásmico.

8. SISTEMAS REDOX DEL PLASMALEMA

Además de energía química en forma de ATP, el plasmalema acumula energía procedente del poder reductor acumulado en el citoplasma. En el plasmalema de las células vegetales existen proteínas con actividad deshidrogenasa capaces de oxidar NAD(P)H. Los electrones provenientes de la oxidación del NAD(P)H endógeno son transportados a la parte externa del plasmalema a través de una serie de proteínas que tienen como grupos prostéticos FAD y citocromo *b*. El funcionamiento de esta minicadena de transporte de electrones del plasmalema da lugar a una salida de protones al exterior, ya sea a través de un mecanismo acoplado a alguno de sus componentes o indirectamente por activación de la H^+-ATPasa. El aceptor final de electrones puede ser O_2, como en el caso de las deshidrogenasas solubles, o cualquier otro agente oxidado, porque la transferencia de electrones en la parte externa del plasmalema es muy inespecífica. Este mecanismo es una bomba redox, que puede catalogarse como un mecanismo primario de transporte, ya que acumula en la membrana poder reductor proveniente de la actividad metabólica, como diferencia de potencial eléctrico y, posiblemente, como asimetría de la concentración de protones. La actividad reductora del plasmalema se relaciona con la capacidad de movilizar determinados iones que son insolubles cuando están oxidados, como el hierro o el manganeso (véase Capítulo 6). En plantas sometidas a déficit de hierro se observa un incremento en la capacidad reductora del plasmalema de las células de la epidermis radicular, al tiempo que se liberan al exterior determinadas moléculas que secuestran el hierro y lo concentran cerca de la zona de absorción de la raíz.

9. FLUJO DE IONES EN LA RAÍZ

Los iones alcanzan la zona de absorción de la raíz por difusión a través de la solución salina del suelo, son arrastrados por el movimiento del agua hacia la raíz o entran en contacto con las zonas de absorción a medida que la raíz crece. Los nutrientes minerales se distribuyen por toda la planta a través del xilema, impulsados por la corriente ascendente de agua que genera el flujo de transpiración (véase Capítulo 3). Así, de la misma forma que el agua debe transportarse radialmente en la raíz para alcanzar el xilema, los iones siguen un camino similar. Al igual que el agua, el transporte radial de

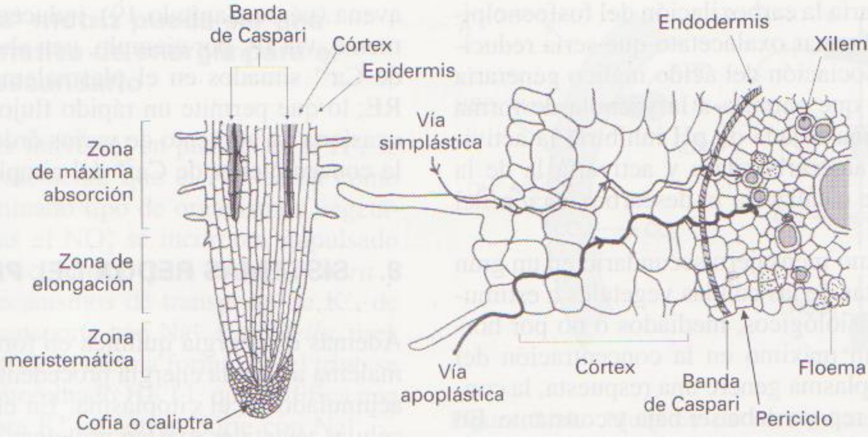


Figura 7-12. Esquema de las vías simplástica y apoplástica para la incorporación de nutrientes a través de la raíz. En la primera, los iones son incorporados a través de los pelos radicales u otras células de la epidermis y transportados célula a célula hasta los elementos conductores del xilema. La vía apoplástica contempla la posibilidad de un transporte extracelular de los iones hasta la endodermis, donde la existencia de una banda impermeable en el apoplasto, la banda de Caspari, obliga al paso a través del plasmalema. Una vez en el periciclo, los iones pueden seguir la vía extracelular hasta los elementos conductores del xilema.

iones por la raíz tiene lugar a través del apoplasto y del simplasto (véase Capítulo 4).

Las células vegetales están separadas por la pared celular, que forma una matriz porosa continua denominada **espacio libre aparente**, **espacio periplásmico** o **apoplasto**. Agua, iones y moléculas de pequeño tamaño pueden difundir libremente a través del apoplasto, de forma que, en teoría, un ion puede viajar radialmente en la raíz por esta vía (Fig. 7-12). A lo largo de este recorrido, los iones pueden ser absorbidos por las células tanto de la epidermis como del córtex. La existencia de la **banda de Caspari** en las células de la endodermis supone una barrera infranqueable en el camino hacia el xilema: tanto agua como nutrientes deben obligatoriamente atravesar el plasmalema de las células que componen la endodermis. La permeabilidad, selectividad y afinidad de los canales y transportadores localizados en el plasmalema de las células de la endodermis determinan, en última instancia, qué solutos y a qué velocidad se incorporan o se liberan.

Otra vía posible para la entrada de iones es la **simplástica** (Fig. 7-12). En este caso, los iones son primero incorporados a las células de la epidermis o, incluso, del córtex y luego son transportados, célula a célula, a través del córtex, la endodermis y el periciclo hasta el xilema. El transporte de una célula a otra incluiría el paso a través del plasmalema, la pared celular, la lámina media que comparten ambas células o, de forma alternativa, los iones pueden transportarse de una célula a otra a través de los **plasmodesmos**, que son conexiones tubulares (de 20 a 60 nm de diámetro) entre células, que atraviesan la pared celular y la lámina media y que ponen en contacto los citoplasmas de dos células adyacentes en la mayoría de las plantas. Dentro de los plasmodesmos hay otro tubo que parece estar ocluido, denominado **desmotúbulo**, formado por membranas del retículo endoplásmico, que se extendería así de una célula a otra. La densidad de plasmodesmos es muy alta, unos 15 por μm^2 y, cuantitativamente, parecen ser la vía principal para el transporte transcelular de agua e iones.

La existencia de **micorrizas** (véase Capítulo 8) confiere a las plantas cierta ventaja para la absorción y el transporte de iones. En primer lugar, los sistemas de transporte del hongo tienen, con frecuencia, una mayor afinidad para determinados iones. En tal caso, una planta con micorrizas puede extraer del suelo algunos nutrientes a concentraciones más bajas de lo que sería capaz una raíz sin ellas. Tal es el caso del fosfato. En segundo lugar, las micorrizas representan una considerable extensión de la zona de absorción, que no quedaría ya reducida a la porción subapical, con pelos radiculares, de la raíz. Por último, la distribución intrarradical de las hifas del hongo, especialmente en el caso de las endomicorrizas, proporciona una vía rápida de transporte de agua e iones hasta el xilema como alternativa a la simplástica y la apoplástica.

Una vez que los iones alcanzan la proximidad del xilema deben ser vertidos a los elementos conductores de éste, es decir, vasos y traqueidas. El vertido se realiza desde las células del periciclo o desde las células vivas del xilema. El mecanismo de secreción de iones desde estas células es aún materia de debate. Algunos autores piensan que los iones se vierten a la relativamente diluida solución del xilema de forma pasiva, impulsados por un gradiente de potencial electroquímico favorable. Este parece ser el caso del K^+, Cl^-, Na^+, SO_4^{2-} y NO_3^-. Otros autores sugieren que la secreción de iones al xilema incluye algún tipo de transporte activo,

Cuadro 7-1. Clasificación energética y funcional de los sistemas de transporte en plantas

Tipo	Características	Cinética	Energía que se usa	Ejemplos
Canales	Pasivo (difusivo) Secundario Electroforético	Lineal (Saturable sólo a altas concentraciones)	Física Fuerza ion motriz $\Delta \tilde{\mu}_j/F$	Canales de K^+, Cl^- y Ca^{2+} en plasmalema y endomembranas
Transportadores (*carriers*) • Cotransporte (simporte) • Antiporte	Activo Secundario Electroforético	Saturable Michaelis-Menten	Indirectamente energía metabólica Fuerza H^+ o Na^+ motriz $\Delta \tilde{\mu}_{H^+}/F$ o $\Delta \tilde{\mu}_{Na^+}/F$	Sistemas de incorporación de NO_3^-, NH_4^+, $H_2PO_4^-$, SO_4^{2-}, HCO_3^-, Cl^-, K^+, aminoácidos, glucosa y acetato. Sistemas de exclusión de Na^+
Bombas iónicas	Activo Primario Electrogénico	Saturable Michaelis-Menten	Energía metabólica ATP o NAD(P)H en bombas redox	H^+-ATPasa de plasmalema y tonoplasto Ca^{2+}-ATPasa Na^+-H^+-ATPasa de hongos H^+-PPi asa del tonoplasto Cl^--ATPasa de *Acetabularia* Bombas redox

ya que los inhibidores de la respiración parecen inhibir también dicha secreción.

RESUMEN (Cuadro 7-1)

El transporte de iones en las células vegetales puede ser pasivo o activo. En el primer caso, los iones fluyen a favor de la fuerza física que actúa sobre ellos y atraviesan las membranas a través de poros selectivos denominados **canales**, siendo la cinética del transporte prácticamente lineal. El transporte activo requiere la aplicación de energía metabólica. Dicha energía se acumula en las membranas vegetales en forma de fuerza protón motriz debido a la actividad de **bombas iónicas** que sacan H^+ del citoplasma hacia el exterior o lo vierten a la vacuola consumiendo ATP o pirofosfato. De forma secundaria, la energía acumulada en las membranas se utiliza para el movimiento de iones en contra de gradiente mediante **cotransporte** o **antiporte**. Los sistemas de transporte activo tienen cinética de tipo Michaelis-Menten (véase Cuadro 7-1, que resume los sistemas de transporte en plantas). De esta forma, se incorporan, a través de las células de la raíz, los principales nutrientes que necesitan las plantas para mantener su biomasa y crecer.

PROBLEMAS Y CUESTIONES

1. La tabla presenta la concentración en el citoplasma (C_j^i) de una serie de iones en equilibrio con su concentración externa (C_j^e), expresada en mM, en células de raíz de guisante. El potencial de Nernst (E_j^N) y la fuerza ion motriz ($\Delta \tilde{\mu}_j/F$) se expresan en mV. C_j^i (t) es la concentración citoplasmática teórica que predice la ecuación de Nernst, asumiendo que el potencial de Nernst es igual al potencial de membrana (E_m): $C_j^i\,(t) = \dfrac{C_j^e}{e^{(E_m zF/RT)}}$. El experimento se realizó a 25 °C y el E_m, medido separadamente, es -110 mV (dentro negativo). Considérese $R = 8.31$ J K^{-1} mol^{-1} y $F = 96.5$ J · mol^{-1} · mV^{-1}. Los datos proceden de Higinbotham *et al. Plant Physiol.* 42:37-46, 1957. Durante la redacción del capítulo, un desafortunado error extravió parte de los resultados de la tabla. ¿Podría completarla?

Ion	C_j^e	C_j^i	E_j^N	$\Delta \tilde{\mu}_j/F$	$C_j^i(t)$	Fuerza ion motriz
K^+	1	75	-111	~ 0	73	Equilibrio
Na^+	1	8	-53	-58	73	Hacia dentro
Mg^{2+}	0.25	3				
Ca^{2+}	1	2				
NO_3^-	2	28	+68	+117	0.03	Hacia fuera
Cl^-	1	7				
$H_2PO_4^-$	1	21				
SO_4^{2-}	0.25	0.25				

2. Usando los valores de la tabla anterior proponga un modelo de transporte para el Na^+ y para el NO_3^-.
3. Identifique el ion (o iones) motriz(ces) en el plasmalema y tonoplasto de las células vegetales.
4. Explique las diferencias funcionales entre transportadores, canales y bombas iónicas. Ponga un ejemplo de cada tipo.
5. Origen y componentes del potencial de membrana (E_m) en las células vegetales.

CAPÍTULO 8

NUTRICIÓN MINERAL Y PRODUCCIÓN VEGETAL

Agustín Gárate e Ildefonso Bonilla

1. Introducción. 2. Diagnóstico de nutrición. 3. Suministro de nutrientes en la producción agrícola. 4. Interacción planta-microorganismo. 5. Problemas de nutrición en condiciones de estrés. 6. Genética y nutrición. 7. Nutrición mineral y su relación con enfermedades y plagas.

1. INTRODUCCIÓN

La comprensión de cómo las plantas adquieren y asimilan los nutrientes minerales para su crecimiento y desarrollo es parte central de la Fisiología Vegetal, como hemos visto en los Capítulos 6 y 7. Por añadidura, la mejor comprensión de la nutrición mineral de las plantas ha sido la base de la gran expansión de la agricultura moderna, que sólo podrá mejorar a través de un conocimiento más profundo de los procesos implicados. Dada la naturaleza tan compleja de la nutrición mineral de las plantas, los estudios en este campo no sólo implican a fisiólogos vegetales, sino también a bioquímicos, químicos, edafólogos, microbiólogos y ecólogos. En consecuencia, aspectos aparentemente tan dispares como fertilizantes, micorrizas, quelatos, salinidad o fijación del N_2 atmosférico, deberán tratarse de forma armónica, para conseguir una mayor y mejor producción de los cultivos con el menor impacto negativo posible sobre el medio ambiente.

1.1. Contenido de nutrientes minerales y crecimiento vegetal

El crecimiento de las plantas depende de varios factores, que van desde la regulación génica hasta los factores edafoclimáticos. Para una especie vegetal y en un ambiente determinado, los factores de crecimiento más importantes son la luz, el agua, el CO_2 y los nutrientes minerales. Al aumentar cualquiera de estos factores, se produce un incremento de la producción vegetal, siendo menor la respuesta conforme se sigue aumentando la cantidad de factor aplicado.

Mitscherlich (1920) intentó dar forma matemática a la denominada ley del mínimo, enunciada por Liebig en 1840, y a la ley de los tres puntos de Sachs, en las que se explica cómo cualquier factor limitante ambiental del crecimiento tendrá una respuesta mínima, óptima o máxima sobre la planta. Mitscherlich estableció una relación matemática entre el nutriente aplicado y el rendimiento de la cosecha para indicar que, en la zona de deficiencia, el efecto positivo del aporte de un nutriente es tanto mayor cuanto más grave es la deficiencia del nutriente de partida. El modelo general de relaciones entre el crecimiento o producción de una planta y el contenido de nutrientes minerales se recoge en la Figura 8-1.

Las curvas de respuesta de la producción al aporte de nutrientes presentan distintas pendientes: los oligoelementos presentan la curva de mayor pendiente, mientras que el nitrógeno muestra la de menor (Fig. 8-2). Este comportamiento refleja la diferente demanda de las plantas de cada nutriente en particular. No obstante, las curvas reales de respuesta del crecimiento al aporte de nutrientes no presentan una pendiente constante ni son siempre asintóticas, debido a la existencia de interacciones con otros factores de crecimiento. Todos estos planteamientos son igualmente válidos en el ámbito agrícola, en el que la nutrición mineral tiene una influencia definitiva en la cosecha. La producción de biomasa total, peso total de la planta (**índice biológico**), está directamente relacionada con el contenido de nutrientes, si bien en agricultura la cosecha se determina por la producción de materia seca de determinados órganos o tejidos (**índice de cosecha**), por ejemplo, de tubérculos o granos. Si consideramos la planta de remolacha azucarera (*Beta vulgaris*), el rendimiento agrícola (índice de cosecha) será mayor cuanto mayor sea el peso de la raíz y su concentración de sacarosa. La consecución de un índice biológico elevado podría afectar negativamente a dicho rendimiento, ya que, por ejemplo, un gran desarrollo foliar puede restar peso y riqueza en sacarosa a la raíz.

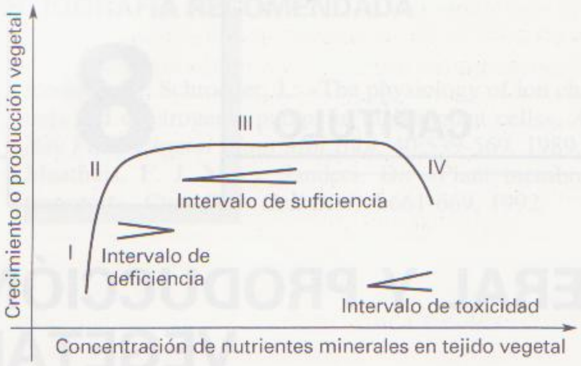


Figura 8-1. Relación entre el crecimiento vegetal y el contenido de nutrientes minerales en la planta. **I,** Parte ascendente de la curva en la que hay un crecimiento marcado frente a pequeñas aportaciones del nutriente. **II,** Los incrementos en el crecimiento y en el contenido del nutriente están estrechamente relacionados. El intervalo I-II es el de la deficiencia. **III,** Zona en la que el crecimiento no está limitado por el nutriente y en la que el contenido del mismo se incrementa notablemente. Es la zona de suficiencia del nutriente. **IV,** Parte final en la que el contenido excesivo de nutriente produce toxicidad y reducción del crecimiento. (Adaptado de Marschner, 1995.)

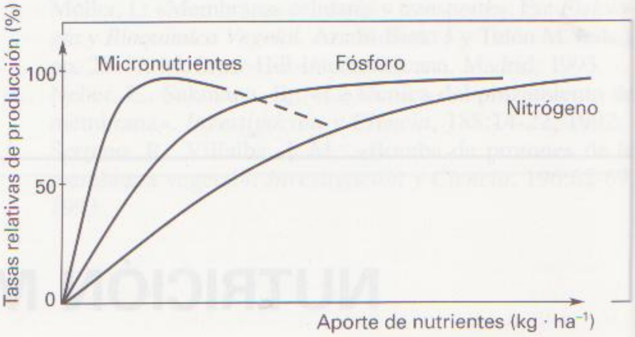


Figura 8-2. Curvas de producción vegetal en función de la concentración de distintos nutrientes en la planta. (Adaptado de Marschner, 1995.)

1.2. Factores que afectan al contenido mineral de las plantas

El contenido de nutrientes esenciales en los tejidos vegetales viene determinado por varios factores, entre los que podemos destacar: a) la dotación génica de la planta; b) la disponibilidad de nutrientes en el suelo o medio de cultivo, y c) el momento fenológico o edad de la planta y el órgano o tejido vegetal que se considere.

Dotación génica de la planta. Los contenidos minerales varían entre las especies vegetales, incluso cuando se hacen las comparaciones usando los mismos órganos y de la misma edad fisiológica. Estas variaciones se basan fundamentalmente en diferencias en el metabolismo y en la constitución de la planta, por ejemplo, las diferencias en la demanda genotípica de B y Ca de la pared celular. El contenido de boro en materia seca de hojas recientemente maduras, crecidas en las mismas condiciones, es de 3.0 $\mu g \cdot g^{-1}$ en trigo y 5.0 $\mu g \cdot g^{-1}$ en arroz, pero llegan a 25 $\mu g \cdot g^{-1}$ en soja y hasta 34 $\mu g \cdot g^{-1}$ en girasol. En el Cuadro 8-2, que se explica más adelante, se pueden apreciar las diferencias en el contenido de nutrientes de distintas especies vegetales.

En un epígrafe posterior se tratan aspectos genéticos de las plantas que tienen que ver con la adaptación de distintas variedades de una misma especie al estrés nutricional.

Disponibilidad de nutrientes en el suelo. El suelo es el soporte natural de las plantas del que las raíces toman el agua y los nutrientes minerales. El desarrollo óptimo de un cultivo está genéticamente controlado, al igual que su capacidad de captar nutrientes del medio externo. Este potencial de desarrollo viene limitado fundamentalmente por la disponibilidad de nutrientes del medio y, también, por otros factores de estrés que se comentan más adelante en este capítulo.

El conocimiento de la cantidad total de un nutriente en el suelo resulta irrelevante en la mayoría de los casos. Para el hierro, por ejemplo, tenemos cantidades totales de Fe elevadas en casi todos los suelos, ya que es el cuarto elemento más abundante de la corteza terrestre y, sin embargo, la concentración de Fe^{3+} libre en la disolución del suelo, salvo contadas ocasiones, es inferior a 10^{-9} M. Igual sucede con otros elementos y, en consecuencia, la planta sólo puede captar del suelo una parte de la cantidad total de nutrientes presentes, que se denomina **forma disponible o asimilable.**

Momento fenológico y órgano de la planta. La edad fisiológica de la planta y la parte de la planta son, después del aporte de nutrientes, los factores más importantes que afectan al contenido de nutrientes minerales en el tejido vegetal. Normalmente hay un descenso del contenido mineral en peso seco de la planta según ésta va envejeciendo, con excepción del Ca y, a veces, el B y el Fe. Esta tendencia a la baja está provocada principalmente por el aumento relativo del porcentaje de peso seco del material estructural, pared celular y lignina, y de los compuestos de reserva, como el almidón. Por ejemplo, en cebada cultivada en campo con un suministro adecuado de potasio, el contenido de K en la parte aérea pasa desde el 5-6 % en la planta joven hasta cerca del 1 % en la maduración. En este caso, la disminución se debe exclusivamente a un efecto de dilución, ya que la concentración de K en el extracto acuoso de tejido (jugo vacuolar) permanece constante a lo largo del ciclo, con un valor aproximado de 100 μM. El reparto de fotoasimilados o fotosintetizados es fundamental para el índice de cosecha y está relacionado con la distribución **fuente-sumidero** (*source-sink*). Se llama «fuente» a los tejidos fotosintéticos, hojas y tallos, en los que se producen hidratos de carbono, los fotoasimilados, y «sumidero», a los órganos reproductores, los de reserva y los ápices de crecimiento, que son consumidores netos de fotoasimilados (véase Capítulo 5). En los cultivos en los que se cosechan frutos, semillas o tubérculos, los efectos del aporte de nutrientes en el índice de cosecha son, a menudo, reflejo de las limitaciones del sumidero, ocasionadas por un aporte deficiente o excesivo durante un período crítico del desarrollo, como el inicio de la floración, la polinización o el inicio de la tuberización.

Los órganos reproductores y de reserva presentan unos contenidos minerales estables en comparación con los órganos vegetativos, que reflejan mejor las fluctuaciones en el aporte externo de nutrientes. En este sentido, la hoja es el órgano que mejor representa el estado de nutrición de la planta, de ahí que sea el más utilizado en el análisis vegetal.

2. DIAGNÓSTICO DE NUTRICIÓN

El diagnóstico del estado nutritivo de las plantas se realiza, principalmente, con fines agrícolas y, también, para investigar problemas de nutrición mineral. Puede dividirse en dos etapas: la primera es la de obtención de datos, fundamentalmente por análisis químico de material vegetal (**análisis foliar**), que puede complementarse con el **análisis del suelo**. La segunda etapa es la de interpretación de resultados, en la que se comparan los datos del análisis con unos valores de referencia. Esta comparación se puede hacer según distintos criterios, que dan lugar a los diferentes métodos de diagnóstico.

2.1. Análisis del suelo

El análisis del suelo permite evaluar su potencial nutricional, es decir, su capacidad para suministrar nutrientes a la planta durante un ciclo de cultivo. La determinación de la composición y propiedades del suelo, como pH, textura (composición centesimal de las partículas sólidas del suelo en función de su diámetro), EC (conductividad eléctrica) y materia orgánica, nos proporciona una información básica para conocer el potencial agrícola de un suelo, ya que tales propiedades marcan las condiciones en las que tendrán lugar los procesos fisicoquímicos relacionados con la disponibilidad de nutrientes.

Los nutrientes minerales que toman las raíces de las plantas se encuentran en disolución y en equilibrio con los nutrientes de la fase coloidal del suelo, compuesta, sobre todo, por las arcillas y las sustancias húmicas. Cuando la concentración de un ion en la disolución del suelo disminuye debido a la absorción radicular, este ion es repuesto desde los coloides edáficos. Por tanto, tenemos un proceso dinámico regulado por factores diversos, que dificulta el diagnóstico del potencial nutricional de los suelos, si tenemos en cuenta, además, la gran variedad de suelos existente.

El análisis del suelo debe suministrar información de los nutrientes disponibles o asimilables por la planta, no sólo de los que puede haber en un momento dado, sino también del ritmo de incorporación de los nutrientes a la disolución del suelo. Los métodos de extracción de nutrientes asimilables del suelo normalmente consisten en la agitación del mismo con sustancias químicas extractoras, como ácidos o agentes quelantes. En la disolución que obtenemos después de la extracción, se determinan los distintos nutrientes.

2.2. Análisis foliar

El empleo del análisis químico del material vegetal con el fin de realizar un diagnóstico de nutrición, se basa en la asunción de que existe una relación entre el crecimiento de las plantas y el contenido de los nutrientes en la materia vegetal seca o fresca.

En general, el estado nutricional de una planta se refleja mejor por el contenido de los elementos de las hojas que por el de otros órganos (véase apartado 1.2). No obstante, distintos factores, como el tipo de elemento, la edad y la especie vegetal, pueden hacer recomendable un muestreo de otro órgano o parte de la planta.

El empleo de hojas jóvenes es sólo aconsejable para nutrientes que presentan un grado reducido de movilidad desde las hojas adultas hacia zonas de nuevo desarrollo. La situación es otra para los elementos K, N y Mg, puesto que sus contenidos permanecen estables en hojas jóvenes expandidas. Para estos nutrientes móviles, las hojas adultas son las que mejor indican el estado nutricional de la planta. Si se sospecha que pueden existir problemas de toxicidad, las hojas adultas son las más recomendables para el análisis foliar.

El análisis mineral de la hoja o de un tejido vegetal se realiza en tres etapas:

1. **La toma de muestra vegetal** es clave para la validez de todo el **diagnóstico de nutrición**. Es necesario establecer un procedimiento normalizado de muestreo que asegure un material vegetal comparable y que considere los factores que afectan al contenido de nutrientes de órganos y tejidos. La normalización del muestreo debe realizarse por cultivos, dada las diferencias existentes, por ejemplo, entre un frutal y una hortaliza.
2. **La preparación de la muestra**, previa al análisis químico, contempla los siguientes pasos: a) el transporte al laboratorio, generalmente en envases plásticos; b) el lavado de la muestra con agua destilada, sobre todo si se trata de muestras de planta desarrolladas en condiciones de campo, manchadas con polvo o rociados foliares; y c) el secado y molido si, como sucede normalmente, el análisis se hace a partir de material seco.
3. **El análisis foliar**, propiamente dicho, consiste en una mineralización de la materia orgánica vegetal por vía seca o por vía húmeda. En la vía seca, la muestra de hoja se reduce a cenizas en

un horno-mufla y, posteriormente, éstas sufren una digestión ácida, para finalmente realizar el análisis de nutrientes en el extracto resultante. En la vía húmeda, el tejido vegetal se trata con una mezcla de ácidos, sulfúrico, nítrico y clorhídrico, fundamentalmente, para acabar con la medida analítica de los nutrientes. Los nutrientes metálicos se determinan por espectrometría de absorción atómica (Fe, Cu, Mn, Zn y Mo), de emisión por llama (K, Na, Ca y Mg), o de plasma inducido (todos ellos), mientras que los no metálicos (N, P y B) se analizan por colorimetría. Actualmente existen otros métodos capaces de medir conjuntamente aniones y cationes, entre los que podemos destacar la cromatografía líquida (HPLC) y la electroforesis capilar. Existe un procedimiento normalizado recogido en los Métodos Oficiales de Análisis (1993).

2.3. Métodos de diagnóstico

Los métodos de diagnóstico pueden ser cualitativos, por observación de los síntomas visibles de alteraciones nutricionales, o cuantitativos, basados en los resultados del análisis químico del material vegetal, por comparación con normas o valores de referencia.

2.3.1. *Síntomas visibles de alteraciones nutricionales*

Las alteraciones nutricionales que reducen ligeramente el crecimiento y la producción no presentan síntomas visibles claros. Normalmente, los síntomas se hacen patentes cuando la deficiencia nutricional es aguda y el ritmo de crecimiento y la producción disminuyen significativamente. Además, muchas especies vegetales naturales, sobre todo las adaptadas a lugares pobres en nutrientes, ajustan su crecimiento al nutriente limitante, con lo que no se desarrollan síntomas visibles.

Con objeto de diferenciar los síntomas de alteraciones nutricionales de otros síntomas, es importante considerar que los causados por alteraciones nutricionales tienen siempre un patrón de distribución simétrico: las hojas de una planta en posiciones iguales o similares, de la misma edad fisiológica, presentarán una distribución de síntomas casi idéntica.

El diagnóstico del estado nutricional de una planta basado en los síntomas visibles requiere una aproximación sistemática, como se resume en el Cuadro 8-1. Los síntomas aparecen, preferentemente, en hojas jóvenes o viejas, en función de la capacidad del nutriente para movilizarse por el floema.

La **clorosis** (amarilleamiento de las hojas) y la **necrosis** (manchas de color variable, normalmente de marrón a negro), así como el patrón de distribución de ambas son criterios importantes en el diagnóstico nutricional. Como norma general, los síntomas visibles de la deficiencia de un nutriente son más específicos que los de su toxicidad.

El diagnóstico puede ser especialmente complicado en cultivos agrícolas y en condiciones de campo, cuando se encuentra más de un nutriente en un nivel deficiente, o cuando se producen simultáneamente la deficiencia de un nutriente y la toxicidad de otro. También se complica el diagnóstico basado en los síntomas visibles con la presencia de plagas y enfermedades, o por otros daños provocados, por ejemplo, por el uso de rociados foliares.

2.3.2. *Diagnóstico foliar. Nivel crítico e intervalo de suficiencia*

La comparación de los resultados del análisis foliar con la norma o referencia se viene haciendo de distintas maneras. Algunas implican una mera comparación entre concentraciones de un solo elemento y su norma, pero otras usan relaciones entre dos elementos o, incluso, son multicomponentes. En el primer caso, se encuentran los métodos tradicionales de Nivel Crítico (NC) y de Intervalo de Suficiencia (IS), y en el segundo, el método DRIS.

El **Nivel Crítico (NC)** es el más extendido y se basa en la comparación de la concentración de un nutriente, obtenida por análisis foliar, con un valor de referencia que se denomina nivel crítico, y que normalmente supone el 90 % del máximo de cosecha en peso seco. El problema es que los valores de referencia no son universales y, en consecuencia, no pueden aplicarse directamente a los mismos cultivos de distintas zonas geográficas. Los métodos tradicionales presentan serias limitaciones ya que las concentraciones de los nutrientes sufren fluctuaciones con distintos factores, como los más arriba mencionados. Parece más lógico y realista utilizar un intervalo de valores de referencia, en lugar de un valor aislado.

El **Intervalo de Suficiencia** (IS), tiene la misma base que el método del nivel crítico, solo que aquí la comparación de nuestro dato analítico se hace frente a un intervalo de concentraciones del nutriente que no implican reducción en la producción.

En el Cuadro 8-2 se muestran intervalos de concentración de nutrientes adecuados o suficientes (IS), para distintas especies vegetales. Los intervalos de macronutrientes son de órdenes de magnitud similares en las distintas especies. El calcio es una excepción, pues presenta un contenido sustancialmente menor en monocotiledóneas. En todas las especies, el intervalo es relativamente estrecho para el N, ya que los contenidos de lujo de N tienen efectos desfavorables en el crecimiento y la composición de la planta. En hoja de manzano, por ejemplo, un contenido de N mayor del 2.4 % afecta a menudo negativamente tanto al color como al almace-

Cuadro 8-1. Síntomas visibles de alteraciones nutricionales

Parte de la planta	Síntoma predominante		Deficiencia nutricional
Hojas adultas	Clorosis	Uniforme	N (S)
		Intervenal o en manchas	Mg (Mn)
	Necrosis	Bordes y puntas	K
		Intervenal	Mg (Mn)
Hojas jóvenes y ápices	Clorosis	Uniforme	Fe (S)
		Intervenal o en manchas	Zn (Mn)
	Necrosis (o clorosis)		Ca, B, Cu
	Deformaciones		Mo (Zn, B)
			Toxicidad nutricional
Hojas adultas	Necrosis	Manchas	Mn (B)
		Bordes y puntas	B, salinidad
	Clorosis, necrosis		Toxicidad inespecífica

Adaptado de Marschner, 1995.

naje de los frutos. Los contenidos de micronutrientes en los intervalos de adecuación varían por un factor de 2, o mayor. El Mn es el nutriente que muestra el intervalo más amplio.

2.3.3. Relación entre nutrientes. Método DRIS (Diagnosis and Recommendation Integrated System)

Existen numerosas interacciones específicas e inespecíficas entre los nutrientes minerales de las plantas que afectan a las concentraciones de nutrientes y a la producción vegetal. Así, con contenidos bajos de P en maíz, un aumento de N en la hoja bandera del 2.1 al 2.9 % tiene poco efecto en la producción y, sin embargo, con altos contenidos en P, la producción crece cuando el porcentaje de N en la hoja bandera pasa del 3.0 %.

Las interacciones entre dos nutrientes son importantes cuando los contenidos de ambos se encuentran cercanos al intervalo de deficiencia. El aumento del aporte de uno de los nutrientes estimula el crecimiento, lo que podría provocar o inducir la deficiencia del otro por un efecto de dilución. En principio, estas interacciones inespecíficas son válidas para cualquiera de los nutrientes minerales de las plantas. Por tanto, las relaciones óptimas entre nutrientes son frecuentemente tan importantes como los contenidos absolutos. Por ejemplo, una relación N/S próxima a 17 se considera adecuada para la nutrición azufrada de trigo y soja. Sin embargo, las relaciones óptimas consideradas de forma aislada son insuficientes, porque pueden conseguirse cuando ambos nutrientes se encuentren en intervalos deficientes, o bien, en los de toxicidad.

Dada la importancia de la relación de nutrientes en el análisis de la planta con fines de diagnóstico, se ha introducido un nuevo concepto **Sistema integrado de diagnóstico y recomendación** (DRIS). El sistema se basa en la recogida del mayor número posible de datos respecto a los contenidos de nutrientes minerales en la planta (hasta ahora, macronutrientes), y el uso de esos datos para el cálculo de relaciones óptimas entre nutrientes (índices nutritivos o relaciones normalizadas), por ejemplo, las relaciones N/P, N/K, etc. Los índices de nutrientes calculados por DRIS son menos sensibles a los cambios que se producen durante la maduración de la hoja y la ontogénesis, pero dependen en cierto grado de la localización. Por ejemplo, el índice N/P para hoja bandera de maíz tiene un valor medio de 10.13, pero es de 8.91 en Sudáfrica y de 11.13 en el sudoeste de Estados Unidos.

Las relaciones normalizadas o índices nutritivos son valores medios obtenidos a partir de varios miles de experimentos de campo. Actualmente, el uso de modelos informatizados facilita la obtención y manejo de estos índices. Para determinados cultivos y en ciertas condiciones (lugares de alta producción, sistemas de cultivo a gran escala), una elevada inversión económica en aspectos analíticos puede resultar rentable, ya que el DRIS permite una interpretación más fina de los resul-

Cuadro 8-2. Intervalos de suficiencia de la concentración de nutrientes en tejidos vegetales de distintos tipos de planta

Especie (órgano)	Contenidos (% en peso seco)					Contenidos (mg · kg^{-1} peso seco)				
	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Zn	Cu	B	Mo
Trigo (toda la parte aérea)	3.0-4.5	0.3-0.5	2.9-3.8	0.4-1.0	0.15-0.3	30-100	20-70	5-10	5-10	0.1-0.3
Maíz (hoja madura)[a]	2.7-3.5	0.4-0.7	2.5-3.5	0.7-1.0	0.20-0.5	30-300	20-150	5-25	8-25	0.5-1.0
Remolacha (hoja madura)	4.0-6.0	0.35-0.6	3.5-6.0[b]	0.7-2.0	0.30-0.70	40-100	20-80	7-15	40-100	0.25-1.0
Algodón (hoja madura)	3.6-4.7	0.3-0.5	1.7-3.5	0.6-1.5	0.35-0.8	35-100	25-80	8-20	20-80	0.6-2.0
Tomate (hoja madura)	4.0-5.5	0.4-0.65	3.0-6.0	3.0-4.0	0.35-0.8	40-100	30-80	6-12	40-80	0.3-1.0
Alfalfa (parte aérea superior)	3.5-5.0	0.3-0.6	2.5-3.8	1.0-2.5	0.3-0.8	30-100	25-70	6-15	35-80	0.5-2.0
Manzano (hoja madura)	2.2-2.8	0.18-0.30	1.1-1.5	1.3-2.2	0.20-0.35	35-100	20-50	5-12	30-50	0.1-0.3
Naranjo (hoja madura)	2.4-3.5	0.15-0.3	1.2-2.0	3.0-7.0	0.25-0.7	25-125	25-60	6-15	30-70	0.2-0.5
Abeto (acículas de 1-2 años)	1.35-1.7	0.13-0.25	0.5-1.2	0.35-0.8	0.1-0.25	50-500	15-60	4-10	15-50	0.04-0.2

(a) De Jones *et al.* 1991.
(b) Contenido de Na por debajo de 1.5 %.
Adaptado de Marschner, H., 1995.

tados y, por tanto, una adecuada recomendación de abonado, como se ha podido comprobar para remolacha azucarera, maíz y frutales. Sin embargo, con otras condiciones ambientales, los resultados obtenidos con el DRIS han sido menos favorables y, sin duda, no es el método más recomendable en sistemas de producción con una diversidad amplia de cultivos anuales, o para sistemas de producción reducida y de cultivo a pequeña escala.

2.4. Otros métodos de análisis y de diagnóstico de nutrición

El contenido total de un nutriente en hoja es lo que con mayor frecuencia se determina en el análisis vegetal, si bien existen otros métodos de estudio para conocer el estado nutricional de las plantas, como son: a) la fracción de nutrientes, b) el análisis de savia y c) los métodos histológicos y bioquímicos.

Fracción de nutrientes. La determinación de sólo una parte o fracción del contenido total de un nutriente en hoja, por ejemplo, la que es soluble en agua o en un ácido diluido o en un agente quelante, en ocasiones, refleja mejor el estado nutricional de la planta. En el análisis de planta como base para una recomendación de abonado, esta afirmación es aplicable para el nitrato, que es la forma principal del N de reserva en muchas especies vegetales. Las limitaciones más importantes que puede tener este método tienen que ver con las especies que reducen el nitrato preferentemente en las raíces, como algunos miembros de las rosáceas, o cuando el N amoniacal se añade y se absorbe antes de ser nitrificado en el suelo. Esta situación podría darse en suelos con alto contenido en N orgánico y con altas tasas de mineralización durante los períodos en los que el cultivo tiene una elevada demanda de nitrógeno. La determinación de una fracción definida de nutriente puede ofrecer no sólo una mejor caracterización de las reservas almacenadas en planta (p. ej., N-nitrato o S-sulfato), sino también la disponibilidad fisiológica del nutriente en el tejido. Por ejemplo, la extracción de Fe(II) de hojas con ácidos diluidos o agentes quelantes, para caracterizar la denominada «fracción activa» de Fe, puede mejorar la relación entre el contenido de Fe y el de clorofilas en hojas de plantas cultivadas en campo.

Análisis de savia. De los métodos propuestos para la extracción de savia, destacaremos dos: la savia de presión y el exudado de xilema. En el primer método, los tejidos conductores, tallos y pecíolos, se someten a presión en un medio éter etílico y, posteriormente, por decantación del medio acuoso, se obtiene lo que se denomina «savia». Más bien se trata de un jugo de tejidos conductores, en el que además del fluido de xilema tendremos contenidos celulares, sobre todo vacuolares, de las muestras prensadas.

La savia de xilema se obtiene por decapitación de la planta a unos 2 ó 3 cm por encima del comienzo de la raíz y la subsiguiente recolección del exudado que fluye del corte. Aquí, el líquido que extraemos es más diluido que en la savia de presión.

La hoja, por análisis foliar, proporciona información sobre lo que ha ocurrido hasta el momento del muestreo, pero difícilmente reflejará alteraciones ocasionales que pueden afectar a los sumideros. En cambio, la savia informa de lo que está ocurriendo en la planta en el momento preciso de la toma de muestra. Se ha utilizado en el estudio de antagonismos nitrato-cloruro, calcio-potasio, en el análisis de N-nitrato como indicador de fertilización nitrogenada en cultivo de remolacha, etc. En cultivos leñosos, el nivel de N orgánico en savia corresponde a N proteico y de aminoácidos que, junto a los azúcares tanto reductores como totales, nos informa de las reservas del cultivo. El análisis de savia permite, por tanto, un diagnóstico precoz de nutrición y, eventualmente, la introducción de medidas de corrección en el abonado o en el riego, con el fin de mejorar la producción en el mismo ciclo de cultivo.

Métodos histoquímicos y bioquímicos. Las alteraciones nutricionales están generalmente relacionadas con cambios típicos en la estructura fina de la célula, de sus orgánulos y del tejido. Los estudios con microscopio óptico de las modificaciones en la anatomía y morfología de la hoja pueden ser útiles para el diagnóstico de las deficiencias de Ca, Cu, B y Mo.

Los métodos enzimáticos relacionados con enzimas marcadoras ofrecen otra aproximación para conocer el estado nutricional de las plantas. Estos métodos se basan en el hecho de que la actividad de ciertas enzimas es menor o mayor (dependiendo del nutriente) en tejidos normales que en los deficientes. Ejemplos se han dado para el Cu y la ascorbato oxidasa, el Zn y la aldolasa o la anhidrasa carbónica y para el Mo y la nitrato reductasa. Se realizan bien por determinación de la actividad actual de la enzima en el tejido después de la extracción, bien por determinación de la actividad inducible de la enzima después de que el tejido se haya incubado con el nutriente en cuestión, como con la actividad peroxidasa con el Fe o la nitrato reductasa con Mo. Para determinar el estado nutricional de Mn, se puede utilizar la actividad superóxido dismutasa (SOD-Mn) en hojas como marcador bioquímico.

También pueden emplearse métodos bioquímicos para determinar el estado nutricional de macronutrientes. La acumulación de putrescina (véase Capítulo 22) en plantas deficientes en K se ha utilizado como indicador bioquímico de los requerimientos de K de la alfalfa. La actividad inducible de nitrato reductasa puede ser utilizada como indicador del estado nutricional de N.

En principio, el potencial de los métodos bioquímicos, biofísicos y enzimáticos está en la resolución de algún caso particular de alteración nutricional y sirve más como complemento que como alternativa al análisis foliar, dado el problema de la calibración de estos métodos.

3. SUMINISTRO DE NUTRIENTES EN LA PRODUCCIÓN AGRÍCOLA

Las previsiones medias de las Naciones Unidas (ONU) estiman que la población mundial alcanzará los 6100 millones de habitantes en el año 2000. El crecimiento demográfico con el incremento del nivel de vida harán que la demanda de alimentos y otros productos agrícolas aumente a un ritmo anual del 3.1 %. Durante los últimos años, la producción de alimentos creció a razón de una tasa anual media del 3.2 % en los países en vías de desarrollo y del 2 % en los países desarrollados. La FAO (Organización de Agricultura y Alimentos de la ONU) indica que un tercio de ese incremento se debió a una expansión de la superficie cultivada y dos tercios, al aumento específico del rendimiento de los cultivos. Evidentemente, para mantener e, incluso, incrementar estos resultados se necesita, además de mejorar las prácticas agrícolas, un mayor empleo de fertilizantes que sea, a su vez, respetuoso con el medio ambiente y no implique una contaminación del mismo.

El otro gran factor limitante es el agua. Actualmente, aunque sólo el 15 % del total de la tierra arable del mundo es de regadío, ésta produce el 36 % del rendimiento total de las cosechas. Una utilización adecuada de los fertilizantes implica que los cultivos tengan un suministro suficiente de agua. Por tanto, existe una relación estrecha entre ambos aportes. La agricultura representa aproximadamente el 75 % de todo el consumo de agua. En consecuencia, el riego puede ser muy caro y su control, complejo. Problemas como el de la salinidad, la erosión, la excesiva utilización de agua freática y su contaminación o las inundaciones causadas en muchos casos por una deforestación desmesurada, son aspectos que condicionan la utilización del agua para riego en agricultura.

En síntesis, el crecimiento y el rendimiento de los cultivos están regulados, aparte de por las condiciones ambientales y las nuevas variedades de planta, por la disponibilidad de agua y nutrientes. Así, por ejemplo, en el cultivo de cereales, básicos en la alimentación, hemos pasado de 1.2 ton/ha/año de mediados del siglo XX a 2.5 ton/ha/año en la actualidad.

La aplicación de macro y micronutrientes ha contribuido de forma sustancial al enorme incremento de la producción de alimentos que ha tenido lugar en los últimos cien años. Sin embargo, en los países desarrollados, el uso excesivo de fertilizantes ha generado graves problemas de contaminación de nutrientes. En estos lugares, se ha hecho prioritario mantener el equilibrio de nutrientes en el suelo y nutrientes en el cultivo, de forma que se minimicen las pérdidas al medio ambiente y, también, obtener cultivares de alta eficiencia para suelos con altos niveles de nutrientes. En cambio, en los países en vías de desarrollo, el principal factor limitante de la producción agrícola es la baja fertilidad de los suelos. Aquí, el objetivo de alcanzar una mayor producción está relacionado con impulsar los métodos de diagnóstico de las deficiencias y toxicidades de suelos no fertilizados, con la incorporación de una cantidad mínima de fertilizantes y a un coste bajo, y con el desarrollo de cultivares con alta eficiencia de nutrientes para suelos deficientes, o cultivares tolerantes frente a toxicidades naturales. La preocupación de los países desarrollados por la contaminación impide, en ocasiones, contemplar la necesidad urgente de fertilizantes y de estudios de fertilidad que tienen los países en vías de desarrollo para producir más alimentos por hectárea, como alternativa a la obtención de nueva tierra cultivable, por ejemplo, por tala y quemado de áreas forestales.

3.1. Nuevas técnicas de producción agrícola. Fertirrigación

La fertirrigación es una técnica de cultivo que ofrece la posibilidad de realizar una fertilización día a día, en función del proceso fotosintético y exactamente a la medida de un cultivo, de un sustrato y de un agua de riego definidos y para unas condiciones ambientales determinadas. La técnica permite una dosificación adecuada de fertilizantes y fitosanitarios en un sistema de riego localizado, que ofrece numerosas ventajas frente al riego tradicional en cuanto a la cantidad y a la calidad de agua que utiliza.

En España se estima que existen unas 300 000 ha de superficie fertirrigada, un 6 % de la superficie total de regadío, de las que más de 50 000 ha lo son de invernadero, correspondiendo a Almería prácticamente la mitad de esta superficie, el mejor exponente de esta nueva técnica de riego y fertilización. En estos momentos, somos el segundo país del mundo después de Estados Unidos que, con 900 000 ha, ocupa el primer lugar. Normalmente, la fertirrigación se utiliza en cultivos intensivos, de elevado coste y rendimiento, en instalaciones bajo cubierta plástica, aunque también puede hacerse en campo abierto. Los componentes fundamentales de un sistema de cultivo con fertirrigación son: el sustrato de cultivo (orgánico o inorgánico), la disolución fertilizante, el sistema de riego (bomba de agua, filtros, inyectores, electroválvulas, goteros, ...) y la planta (Figura 8-3).

Se utilizan sustratos artificiales distintos del suelo debido a: 1) la necesidad de transportar plantas; 2) la existencia de factores limitantes para la continuidad de los cultivos intensivos en un suelo natural, como agotamiento, salinización y enfermedades; y 3) la posibilidad de un mayor control del ambiente radicular, en aspectos relacionados con el suministro de agua y nutrientes. Los sustratos más utilizados son turbas, arena, lana de roca o *rock-wool,* perlita y otros materiales alternativos, como corteza de pino, fibra de coco, escorias de fundición, etc.

El cabezal de riego en un sistema de fertirrigación consta de distintos módulos para la mezcla y dosificación de los fertilizantes con el agua de riego, con ayuda de un programa de tiempos y diluciones, como se observa en la Figura 8-3. Los distintos tipos de disolución fertilizante que se utilizan en fertirrigación tienen como modelo las disoluciones nutritivas que se emplean en hidroponía (como la que se menciona en el Cuadro 6-4). Actualmente, se comercializan nuevos fertilizantes para ser utilizados específicamente en fertirrigación que deben ser solubles. Lógicamente, en el diseño de las disoluciones se tienen en cuenta los contenidos salinos del agua de riego, las interacciones con el sustrato y las necesidades del cultivo.

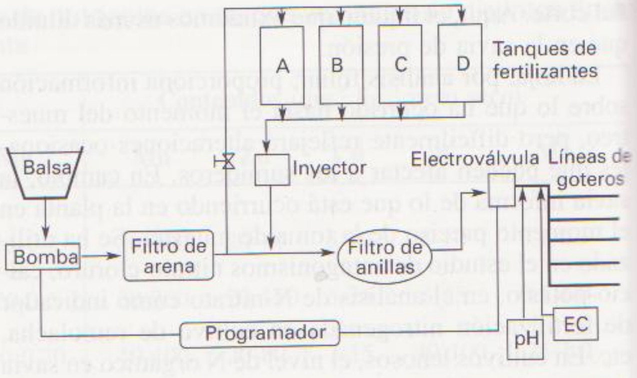


Figura 8-3. Esquema de un sistema de **fertirrigación**. Tanques A, B y C para las disoluciones de nutrientes, que son entre 100 y 1000 veces superiores a las requeridas por los cultivos. Suele existir un cuarto tanque con ácido nítrico o ácido fosfórico, con la misión de desobturar goteros y controlar el pH de la disolución nutritiva. El inyector permite la mezcla de los fertilizantes con el agua de riego, dando lugar a la disolución nutritiva que se desea. Las electroválvulas regulan y distribuyen el flujo de disolución hacia los goteros. Se sitúan medidores de control del pH y conductividad eléctrica (EC).

La fertirrigación permite un mejor aprovechamiento de los fertilizantes, dada la precisión en la incorporación de los mismos cerca de las raíces, disminuyendo las pérdidas por lixiviación y volatilización. Se puede conseguir una adecuación continua del abonado a las necesidades del cultivo. Algo parecido sucede con el gasto de agua, ya que se necesitan menores cantidades para mantener húmeda la raíz, lo que implica una reducción en las pérdidas por percolación y por evaporación, así como una distribución controlada del agua en la zona radicular. También existe la posibilidad de adicionar a los cultivos, a través del agua de riego, otros productos como fitosanitarios, bioestimulantes, etc. Podemos resumir que, con esta técnica de cultivo, conseguimos una disminución de la contaminación difusa del suelo y las aguas freáticas y un incremento en el rendimiento de los cultivos.

Los inconvenientes principales de la fertirrigación son el elevado coste de la instalación y el mantenimiento del sistema, además de una cualificación técnica del agricultor para el buen uso del mismo. Además, se producen distintos residuos, como las disoluciones de fertilizantes desechadas, los plásticos y los sustratos de cultivo, que tienen una vida comercial corta.

3.2. Macro y micronutrientes. Quelatos

Los fertilizantes que se emplean en fertirrigación han de ser solubles en agua o, directamente, líquidos. La industria ha desarrollado una serie de productos para ser utilizados en los sistemas de riego, de mayor calidad y variedad respecto a los fertilizantes tradicionales.

Los fertilizantes sólidos de macronutrientes, además de ser perfectamente solubles, han de cumplir dos objetivos: a) ser compatibles entre sí, sin que originen reacciones cruzadas que den lugar a precipitaciones indeseadas. Normalmente, se preparan dos disoluciones concentradas, separando las sales cálcicas de las de fosfato y sulfato y, b) la concentración salina que proporcionan al mezclarse con el agua de riego no debe superar los valores críticos de salinidad de cada cultivo.

En fertirrigación, más que en ningún otro sistema de cultivo, se hace necesaria la aplicación de micronutrientes, ya que las raíces de las plantas, confinadas en el bulbo de goteo, sólo van a poder explorar una pequeña parte del sustrato, cuyo contenido en micronutrientes puede ser insuficiente para el buen desarrollo del cultivo. Además, los fertilizantes de macronutrientes que se emplean en fertirrigación son más puros que los tradicionales y contienen menos micronutrientes como impurezas. Es decir, los micronutrientes se aportan en menor cantidad y, sin embargo, se requieren en mayor medida, dado que el sistema asegura el suministro de elementos mayores. En consecuencia, es más probable que los oligoelementos se constituyan como factores limitantes de la producción. Las sales solubles de micronutrientes, sobre todo las de hierro, tienden a precipitar como hidróxido de Fe, pudiendo interferir con otros nutrientes como el fósforo, con lo que no estarán disponibles para la planta y provocar, además, la obturación de los goteros.

Un quelato es un tipo de complejo en el que un ion metálico (Fe, Cu, Zn, Mn, etc.) se une por varios puntos a una molécula orgánica (agente quelante), de manera que el ion quelado cambia sus propiedades y normalmente, aumenta su estabilidad en disolución. Los quelatos más utilizados son derivados poliaminocarboxílicos, siendo el EDTA (ácido etilén-diamino-carboxílico) el agente quelante más conocido, si bien hay otros que forman quelatos con Fe más estables, como el EDDHA (ácido etilén-diamino-di-ortohidroxi-fenilacético) (Fig. 8-4). En la actualidad, se recomienda el uso exclusivo de quelatos solubles o en disolución para la aplicación de los nutrientes metálicos. En el vademécum de productos fitosanitarios y nutricionales de 1996, aparecen 153 productos férricos con distintos agentes quelantes o complejos orgánicos y ninguna sal inorgánica de Fe. Para el resto de los metales, también existe una mayoría de fertilizantes a base de complejos y quelatos y sólo unos pocos productos inorgánicos. Incluso los nutrientes B y Mo se comercializan como complejos con diferentes materiales orgánicos.

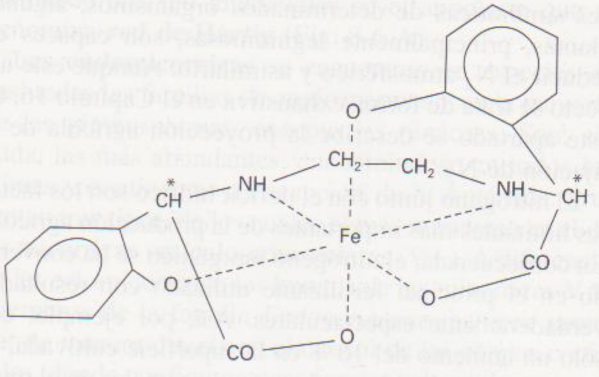


Figura 8-4. Fórmula desarrollada de la molécula del quelato Fe-EDDHA (EDDHA = ácido etilén-diamino-di-ortohidroxi-fenilacético).

La aplicación de Fe como quelato férrico es la mejor forma de corregir la clorosis férrica, si bien puede resultar algo cara. En nuestro país se está utilizando con éxito en cultivos sensibles a la clorosis y de alto valor añadido, o en invernaderos con tecnología de fertirrigación.

4. INTERACCIÓN PLANTA-MICROORGANISMO

Existe una región del suelo definida como **rizosfera** donde se ponen de manifiesto numerosas interacciones entre las raíces de la planta y los microorganismos del suelo, especialmente bacterias y hongos. Estas interacciones raíz-microorganismos resultan, a veces, tremendamente complejas e implican en muchos casos la invasión de la raíz por dichos microorganismos, o bien permanecen libres en el suelo. En cualquier caso, las interacciones pueden producir un beneficio a la planta o bien lesiones o enfermedades. Durante años, estos sistemas han atraído la atención de los microbiólogos; pero, con la excepción de los organismos fijadores de nitrógeno, no es hasta estos últimos años que ha surgido un interés similar en los fisiólogos vegetales. En este sentido, el estudio de las **micorrizas** ha demostrado su importante papel en la nutrición mineral de numerosas familias de plantas, tanto de interés agrícola como, principalmente, en silvicultura.

El objetivo actual de alcanzar y mantener una **agricultura sostenible** se basa especialmente en el mejor conocimiento de estos dos aspectos de la interacción planta-microorganismos que son la fijación biológica del nitrógeno en simbiosis y las micorrizas, comentados a continuación.

4.1. Fijación biológica del nitrógeno

Como ya se dijo en el Capítulo 6, las plantas toman preferentemente el nitrógeno como NO_3^- y también, aunque de forma secundaria, como NH_4^+ (véase también Capítulo 15). Sin embargo, gracias a las asociaciones simbióticas de determinados organismos, algunas plantas, principalmente leguminosas, son capaces de reducir el N_2 atmosférico y asimilarlo. Aunque este aspecto se trata de forma exhaustiva en el Capítulo 16, en este apartado se describe la proyección agrícola de la fijación de N_2.

El nitrógeno junto con el déficit hídrico son los factores limitantes más importantes de la producción agrícola. En consecuencia, el nitrógeno inorgánico se ha convertido en el principal fertilizante utilizado con resultados verdaderamente espectaculares. Así, por ejemplo, con sólo un aumento del 10 % en la superficie cultivada, en 25 años se duplicó la producción de cereales en el mundo, al pasar de un aporte nitrogenado de 8 kg/ha/año empleados al finalizar la Segunda Guerra Mundial a 125 kg/ha/año utilizados en la década de los setenta. Actualmente, se vienen utilizando un promedio de 150 kg/ha/año en los países del primer mundo.

Frente a los métodos industriales, principalmente el método de Haber-Bosch, para la obtención de fertilizantes nitrogenados, que resultan muy caros desde el punto de vista energético y, potencialmente, contaminantes tanto de las aguas como del suelo, la fijación biológica del nitrógeno se presenta como una alternativa económicamente rentable y ecológicamente limpia. La fijación total de nitrógeno en la biosfera se eleva a 275 millones de toneladas anuales; de ellas, 175 millones se fijan biológicamente, existe una fijación industrial de 70 millones y una fijación espontánea del orden de unos 30 millones. Así, la fijación biológica supone algo más del 60 %, de la cual la mitad corresponde a la simbiosis del sistema *Rhizobium*-leguminosas. Desde hace más de veinte siglos, las leguminosas se vienen utilizando empíricamente en la cuenca del Mediterráneo y en otros lugares para restaurar la fertilidad de los suelos mediante la **rotación de los cultivos**. Una mirada a la producción mundial de leguminosas indica que, frente a la producción anual de 200 millones de toneladas, serían necesarias, al finalizar el siglo, 500 millones de toneladas para alimentar a la población mundial. Sin embargo, la producción de leguminosas en los últimos años sólo ha crecido en un 20 % debido, entre otras causas, a su complicada nutrición nitrogenada.

Los principales **sistemas simbióticos** son los siguientes:

a) *Simbiosis Rhizobium-leguminosas.* Es la más estudiada y, en consecuencia, la mejor conocida, aunque presenta todavía toda una serie de problemas de orden ecofisiológico, bioquímico y molecular que aún se desconocen, y que podrían mejorar claramente la producción. Actualmente, el aislamiento de mutantes más eficaces de *Rhizobium* y los adelantos en genética molecular están arrojando mayor luz a la comprensión del proceso y una mayor rentabilidad en la producción de leguminosas (Fig. 8-5 A). Podemos establecer un promedio del nitrógeno fijado por esta modalidad de entre 50-250 kg/ha/año.

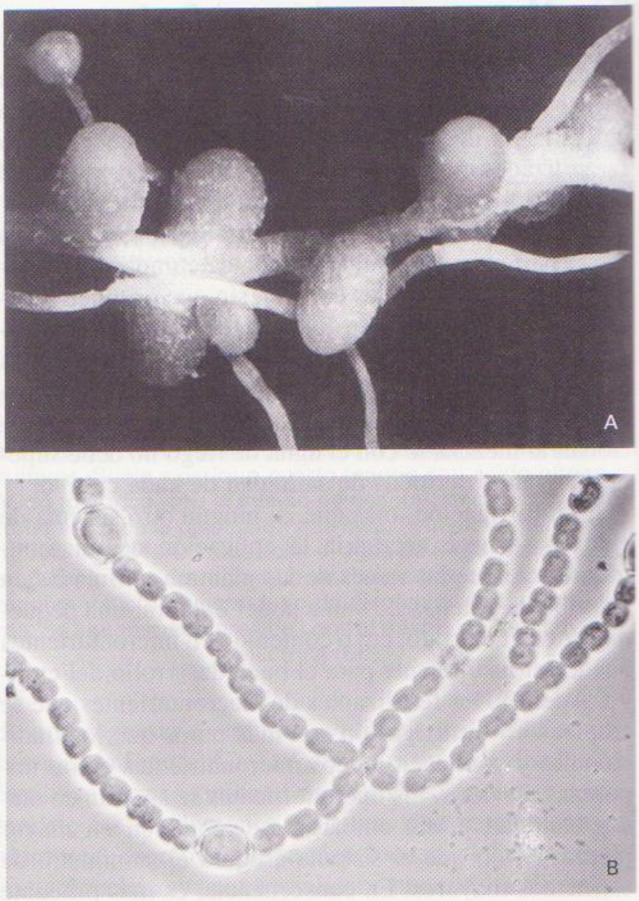


Figura 8-5. A) Detalle de los nódulos resultantes de la simbiosis entre la planta de guisante (*Pisum sativum*) y *Rhizobium leguminosarum.* (Fotografía de L. Bolaños, 1992.) B) *Anabaena,* cianobacteria filamentosa con heterocistos, células especializadas donde se realiza la fijación biológica del nitrógeno. Microscopia de fluorescencia, × 1000. (Fotografía de I. Bonilla, 1986.)

b) *Simbiosis Frankia-no leguminosas. Frankia* es una bacteria filamentosa que establece simbiosis con plantas no leguminosas todas ellas leñosas, por lo que tiene una gran importancia en las áreas forestales y en la regeneración de suelos pobres. La biología de *Frankia* es mucho peor conocida que la de *Rhizobium* ya que, contrariamente a lo sucedido con la anterior, no fue aislada y cultivada *in vitro* hasta 1968 por el grupo de J. Torrey de la Universidad de Harvard. La simbiosis que establece con las plantas del género *Casuarina* es la mejor conocida de este tipo. Son plantas originales de Australia y Sureste asiático, árboles de crecimiento rápido que pueden servir de cortavientos en las regiones de predesierto, para la protección de los cultivos contra la arena. También sirven para fijar suelos erosionados y dunas. Con unas 70 especies, actualmente están aclimatadas a todas las regiones tropicales y subtropicales. Existe también simbiosis de *Frankia* con otras plantas, siempre leñosas, de diversos órdenes como *Rosales, Fagales* y *Myricales,* etc. Podemos establecer un promedio de nitrógeno fijado por esta modalidad de entre 30-230 kg/ha/año.

c) *Simbiosis cianobacterias-Azolla.* Ya 2000 años a. de C., en los arrozales chinos y vietnamitas, se utilizaba el helecho acuático *Azolla* que establece una simbiosis con cianobacterias fijadoras de nitrógeno, principalmente del género *Anabaena* (Fig. 8-5B). Tanto en simbiosis como en forma libre, estas cianobacterias aportan a los arrozales unos 30 kgN/ha/año; sin embargo, estudios actuales indican que la inoculación previa en los arrozales incrementa un 14 % el rendimiento de grano, lo que equivale a 450 kg de grano/ha/año. Podemos establecer un promedio de nitrógeno fijado por esta modalidad de simbiosis de entre 10-200 kg/ha/año.

4.2. Micorrizas

Muy probablemente, de todas las interacciones entre plantas y microorganismos, la de mayor proyección nutricional sea la que se presenta entre las raíces y los hongos del suelo, en una forma de mutualismo que conocemos como micorriza. A diferencia de lo que sucede con la fijación biológica de dinitrógeno, donde sólo unas pocas familias, principalmente leguminosas, presentan la asociación simbiótica, se han observado micorrizas en más del 80 % de las especies estudiadas, incluyendo prácticamente todas las plantas de interés agrícola y forestal.

Originalmente descubiertas en el siglo XIX por el botánico alemán Frank, éste observó que la inoculación con micorrizas estimulaba la germinación y el crecimiento de las plántulas. Aunque no fueron aceptados en un principio, los estudios actuales han venido a confirmar estos resultados con árboles, tanto en Estados Unidos como en Australia y en la antigua URSS, donde se han obtenido aumentos en el crecimiento de un 30 a un 150 % en semillas inoculadas frente a controles sin inocular. Similares resultados se han conseguido en plantas como el maíz. Sabemos que el papel benéfico de las micorrizas se debe a que aumenta considerablemente la zona en que la raíz es capaz de absorber nutrientes minerales, al establecerse una interacción de las hifas con los pelos radiculares de la planta (Fig. 8-6). Existen dos formas de micorrizas: ectomicorrizas y endomicorrizas.

Las **ectomicorrizas** están restringidas a muy pocas familias (sólo el 3 % de las fanerógamas); son propias de zonas templadas y aparecen mayormente en árboles y arbustos, como pinos (Fig. 8-6 C) y hayas (Fagáceas). Suelen ser cortas y muy ramificadas y las hifas del hongo penetran sólo en el espacio libre radicular (hasta la banda de Caspari), pero no en el interior de las células, formando una red intercelular en el apoplasto que se denomina **red de Hartig** (Fig. 8-6 A).

Las **endomicorrizas** se encuentran en especies de casi todas las familias de angiospermas y en la mayoría de las gimnospermas, excepto las pináceas. Son, sin duda, las más abundantes, encontrándose en todos los climas y continentes a excepción de la Antártida. Presentan tres tipos, de los cuales el más numeroso es el de las micorrizas vesículo-arbusculares (VA). A diferencia de las ectomicorrizas, los hongos de las micorrizas VA, miembros de la familia *Endogonaceae,* parecen penetrar de manera directa en el citosol de las células corticales, donde configuran esas formas arbusculares y vesicales que dan nombre a este tipo de micorrizas. Las hifas se ven rodeadas de una membrana plasmática invaginada de las células corticales (Fig. 8-6 B).

Tanto en unas como en otras micorrizas, la planta suministra azúcares para mantener el metabolismo del hongo y éste, por su parte, mejora la capacidad de la raíz para absorber iones de difusión lenta o iones que la planta requiere en cantidades elevadas, como fosfato, amonio, nitrato y potasio (véase Capítulo 7). Muchas comunidades de árboles no crecerían sin la ayuda de las micorrizas, como sucede en numerosos suelos poco fértiles o en árboles crecidos en terrenos que no son los suyos originarios, como es el caso de árboles europeos introducidos en América, que no crecen hasta que no son inoculados con los hongos tomados de sus suelos originarios. Como puede verse, se trata de una relación simbiótica y mutualista, con un claro beneficio mutuo, donde el hongo recibe nutrientes orgánicos de la planta, y ésta ve mejorada su capacidad de absorción de agua y sales minerales.

Zonas muy degeneradas ambientalmente, como márgenes de carreteras, o contaminadas por rellenos industriales, mineros, sanitarios, etc., son regeneradas más fácilmente gracias a la introducción de **plantas micorrizadas**. Las micorrizas así como la fijación biológica de dinitrógeno se han configurado como dos de las estrategias científicamente aceptadas para una agricultura sostenible.

5. PROBLEMAS DE PRODUCCIÓN EN CONDICIONES DE ESTRÉS

La incapacidad de desplazamiento es una característica diferencial de las plantas que condiciona de forma absoluta su relación con el medio ambiente, y hace que su desarrollo dependa de la capacidad adaptativa que presenten frente a condiciones externas variables, como la luz, la temperatura o la disponibilidad de agua y sales minerales (véase Capítulo 13). En consecuencia, las variaciones ambientales producen situaciones diversas de estrés a las cuales se enfrentan las plantas con mayor o menor éxito según se lo permita la flexibilidad adaptativa de su genoma.

Como se verá con más detalle en el Capítulo 30, en-

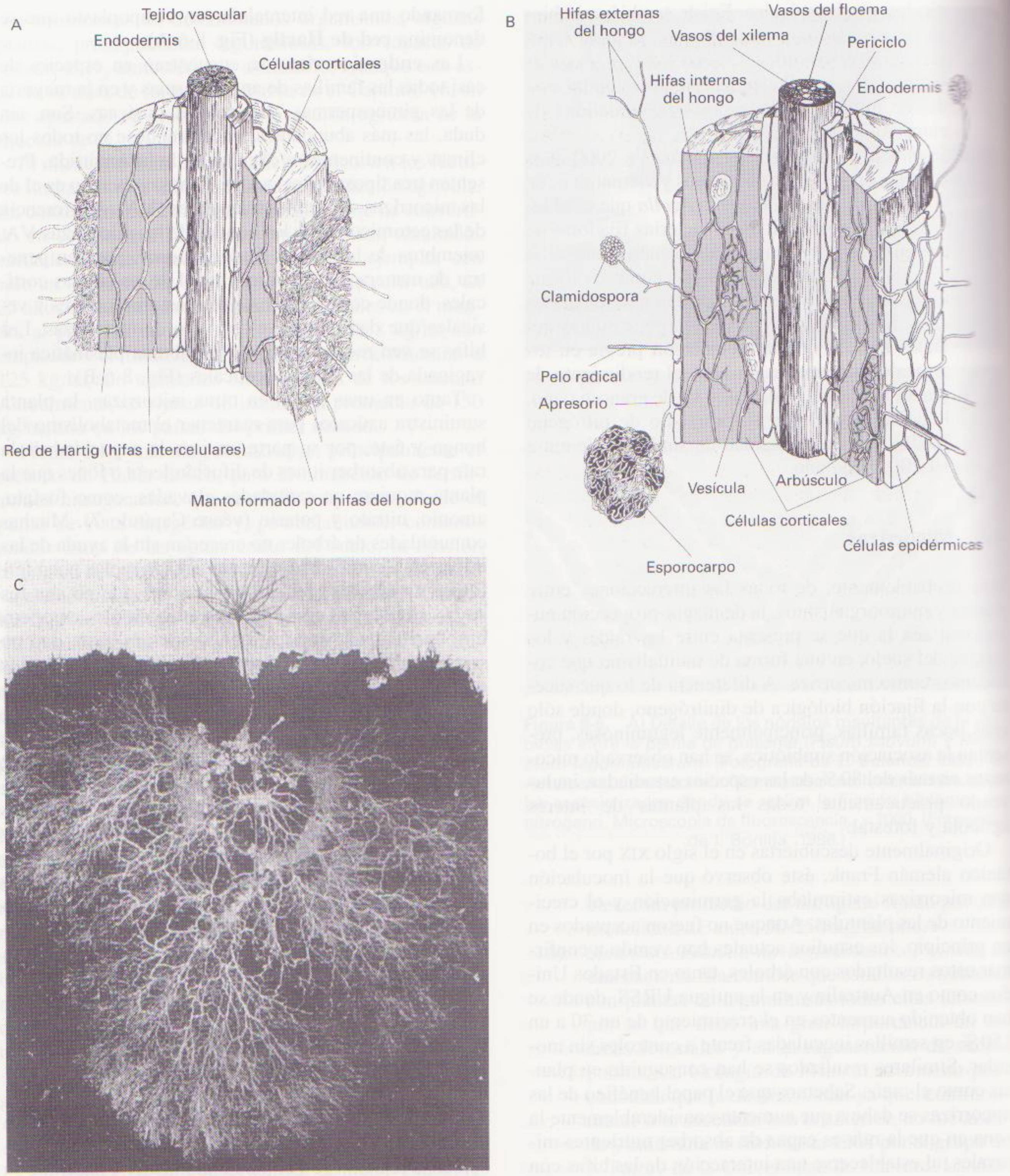

A
Tejido vascular
Endodermis
Células corticales
Red de Hartig (hifas intercelulares)
Manto formado por hifas del hongo
B
Hifas externas del hongo
Vasos del floema
Vasos del xilema
Periciclo
Hifas internas del hongo
Endodermis
Clamidospora
Pelo radical
Apresorio
Vesícula
Arbúsculo
Células corticales
Células epidérmicas
Esporocarpo
C

Figura 8-6. A) Las **ectomicorrizas** se caracterizan por el manto de hifas que el hongo produce cubriendo la raíz. El hongo se desarrolla intercelularmente configurando la llamada **red de Hartig.** Sólo un 3 % de las plantas superiores forma estas micorrizas, principalmente árboles: pinos, hayas, robles, ... B) Las **endomicorrizas** no forman como las anteriores un manto externo de hifas, sino que se desarrollan en el interior de la raíz, inter e intracelularmente, dando lugar a los elementos morfológicos típicos de la infección: vesículas y arbúsculos. Representan la mayor parte de las micorrizas, ya que el 96 % de las plantas existentes en la naturaleza las poseen. (A y B adaptados de C. Azcón de Aguilar y J. M. Barea, Biología Vegetal, Libros de Investigación y Ciencia, 1988.) C) Corte lateral de una plántula de 4 cm de tamaño, de *Pinus contorta,* mostrando un desarrollo espectacular de sus raíces colonizadas por micorrizas. (Adaptado de Brock, Microbiología.)

tre las causas más frecuentes de estrés en las plantas destacan: el estrés hídrico, también tratado en el Capítulo 4; las bajas temperaturas; la salinidad y la acidez de los suelos, este último aspecto en estrecha relación con los metales pesados. Nosotros estudiaremos en este apartado, dada su importancia, la relación existente entre las condiciones de salinidad y acidez y basicidad de los suelos con la producción agrícola.

5.1. Salinidad

La salinidad es, quizás, el problema de contaminación más antiguo de los suelos agrícolas. Las sales presentes en el agua de riego se acumulan a un ritmo más o menos acelerado y determinan la degradación y la pérdida del valor agrícola de los suelos. Este problema es más acuciante en zonas áridas y semiáridas, donde las precipitaciones son insuficientes para lavar las sales solubles aportadas al suelo. La historia de las grandes civilizaciones es, en gran medida, la historia de la agricultura de irrigación, y ésta no puede perdurar ilimitadamente sin un control adecuado del equilibrio entre la salinidad de las aguas de riego, la salinidad nativa del suelo y la capacidad de drenaje del mismo, para permitir que el exceso de sales sea lixiviado de la zona radicular de los cultivos.

La salinidad de un suelo viene determinada por la conductividad eléctrica (EC) de su fase acuosa. Un suelo agrícola debe presentar un valor de EC inferior a 2 miliSiemens (mS), lo que representa un porcentaje menor del 10 % de la salinidad del agua del mar, valor suficiente para que sólo las plantas tolerantes a la salinidad puedan desarrollarse en estas condiciones. La utilización de nuevas variedades y, sobre todo, de nuevas tecnologías de riego está permitiendo mejorar estos niveles de tolerancia.

Un problema todavía más grave que el exceso de sales es la carga de sodio (sodicidad), con efectos directos sobre la estructura del suelo, especialmente cuando éste es arcilloso, lo que provoca un descenso de la permeabilidad y, con ello, un menor desarrollo radicular, con los consiguientes problemas en la absorción de nutrientes, principalmente K, Ca y P.

Por tanto, el efecto negativo de la salinidad en los cultivos se debe a dos tipos de estrés: (1) el estrés hídrico, al reducirse la absorción de agua por el efecto osmótico; y (2) la toxicidad iónica relacionada con la excesiva absorción de sodio, que desencadena un desequilibrio iónico en la planta (Fig. 8-7). En el primer caso (1), existe una respuesta de la planta en el sentido de incrementar la producción intracelular de sustancias solubles, como betaína, prolina, sacarosa, manitol, glicerol, etc., que disminuyen el potencial hídrico intracelular y facilitan la entrada del agua; de lo contrario, no sólo no entraría agua del medio exterior, sino que ésta tendería a salir de las células radiculares, secándose la planta. Hortalizas, legumbres y frutales son cultivos especialmente sensibles a la salinidad. En el segundo caso (2), el Na puede desplazar el Ca de las membranas celulares, modificando la absorción de nutrientes como el K. Sin embargo, se ha observado que si existe un aporte suplementario de Ca, el proceso de captación de K funciona bien, en detrimento del Na que compite con el K por medio de un mecanismo de baja afinidad. Así, pues, la fertilización con Ca mejora la producción agrícola al incrementar la absorción de K y reducir el eflujo de nitrato y fosfato e, incluso, del propio K. Recientemente se ha propuesto que el efecto positivo del Ca se debe a su capacidad para reactivar las **acuaporinas**, proteínas que forman canales de agua en las membranas y que permiten el paso libre de agua en respuesta a cambios de la presión osmótica e hidrostática. Estas acuaporinas se ven rápidamente inactivadas ante la presencia de NaCl y aunque todavía se sabe muy poco sobre la regulación de las mismas, se ha observado que su apertura depende de fosforilación que, en último término, viene regulada por la concentración de Ca intracelular.

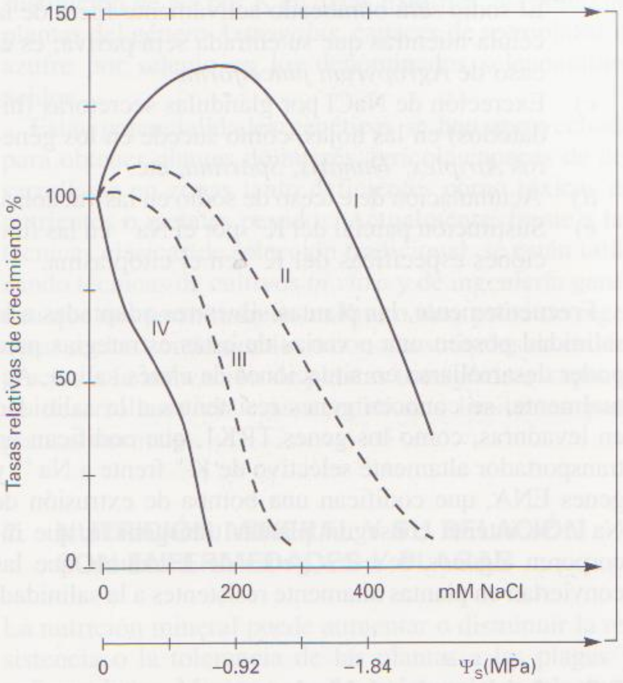


Figura 8-7. Respuesta del crecimiento de distintas especies de planta frente a un incremento en la salinidad y en el potencial osmótico. I, Halófitas. II, Cultivos halófilos relacionados con I, como la remolacha azucarera. III, Cultivos tolerantes a la salinidad, como la cebada. IV, Especies sensibles, como el guisante. (Adaptado de Marschner, 1995.)

Las estrategias más habituales que han seguido las plantas halófilas (*halófitas*) para adaptarse al crecimiento en zonas salinas pueden resumirse en las siguientes:

a) Disminución de la absorción de Na^+, mediante desarrollo de transportadores muy específicos para K^+.

b) Presencia de bombas de extrusión de Na^+ en la membrana plasmática de las células del córtex.

El sodio será bombeado activamente fuera de la célula mientras que su entrada será pasiva; es el caso de *Agropyrum junceiforme.*

c) Excreción de NaCl por glándulas secretoras (hidatodos) en las hojas, como sucede en los géneros *Atriplex, Tamaris, Spartina,* etc.

d) Acumulación de exceso de sodio en las vacuolas.

e) Sustitución parcial del K^+ por el Na^+ en las funciones específicas del K^+ en el citoplasma.

Frecuentemente, las plantas silvestres adaptadas a la salinidad poseen una o varias de estas estrategias para poder desarrollarse en situaciones de estrés salino. Actualmente, se conocen genes resistentes a la salinidad en levaduras, como los genes TRK1, que codifican un transportador altamente selectivo de K^+ frente a Na^+, y genes ENA, que codifican una bomba de extrusión de Na^+. Se intenta conseguir plantas transgénicas que incorporen algunos de estos genes de levaduras que las conviertan en plantas altamente resistentes a la salinidad.

5.2. Acidez y basicidad

La mayoría de las plantas crece en suelos que tienen un pH variable entre 4 y 8. En los extremos de este intervalo se producen situaciones de estrés a las que se han adaptado diversas especies. Los mecanismos de competencia han marcado, seguramente, la presencia de dos tipos de plantas: **basófilas**, aquellas que viven en suelos con valores de pH entre 8 y 9; y **acidófilas**, las que viven en suelos con un pH inferior a 4.

El hecho de que exista una estrecha relación entre el pH básico y la presencia de Ca, y viceversa, hace que se haya hablado indistintamente de plantas calcícolas o basófilas por un lado y calcífugas o acidófilas por el otro. Esto no siempre es correcto pues pueden existir suelos con un pH elevado, como los suelos de serpentina, con bajos contenidos en Ca. Si consideramos específicamente la presencia de calcio, en las **plantas calcífugas,** típicas de suelos pobres en Ca, la concentración intracelular de Ca sería baja. Sin embargo, las **plantas calcícolas** tolerarían altas concentraciones de Ca en el suelo y, por tanto, muy probablemente tendrían también altos requerimientos del mismo que mantendrían en disolución en el ámbito intracelular (vacuola y RE) gracias a la formación de malato cálcico. Asimismo, el Ca desempeña un papel aún no bien comprendido en la simbiosis *Rhizobium*-leguminosa que favorece el desarrollo de los nódulos radiculares. Es probable que las características del suelo, como la textura del mismo, tengan una influencia más marcada sobre el crecimiento de las plantas que la propia concentración de H^+ *per se*, aunque el pH incide de forma importante en la solubilidad de numerosos elementos, que estarán o no disponibles para la planta según el pH del suelo. Así, los metales como el Fe y el Cu son menos solubles en suelos alcalinos que en suelos ácidos, lo que impide, por ejemplo, el desarrollo de plantas calcífugas en suelos calcáreos, al no poder utilizar el Fe que en esos suelos se encuentra escasamente disponible, provocándose severas clorosis que no manifiestan las plantas calcícolas. En la misma línea, el anión ortofosfato diácido ($H_2PO_4^-$) se absorbe con mayor facilidad a valores de pH entre 5.5 y 6.5, mientras que en suelos básicos se encuentra mayoritariamente como HPO_4^{2-}, que se absorbe peor.

Por otra parte, la disponibilidad de elementos nocivos para la planta, como el aluminio y los metales pesados, aumenta conforme disminuye el pH del suelo. En el caso de Al, el incremento de las lluvias ácidas en Europa Central ha determinado serios problemas de toxicidad por Al, al alterarse la absorción de fósforo y calcio por las plantas. Aunque no se conocen con exactitud los mecanismos por los que las plantas toleran los efectos de estos metales pesados, existen pruebas de cómo resisten su presencia. Así, algunas plantas acumulan el metal en la pared celular, evitando de esta forma su presencia en el interior celular. En otros casos, los metales pesados son absorbidos en cantidades muy pequeñas aunque su concentración externa sea muy grande. De forma complementaria pueden existir sistemas activos de extrusión de metales. Muy a menudo se encuentra una compartimentación, siendo las vacuolas su principal lugar de acumulación. En combinación con alguno de los citados, existe toda una serie de mecanismos de formación de quelatos que tiene en las fitoquelatinas su principal exponente. Las **fitoquelatinas** son pequeños péptidos ricos en cisteína: entre 2 y 8 restos de cisteína situados en posición central respecto a un ácido glutámico y una glicocola en los extremos amino y carboxi terminales, respectivamente. Los grupos-SH de las cisteínas constituyen los puentes por los que se unen a los distintos metales. Las fitoquelatinas se inducen en presencia de metales pesados, y su papel es similar al de las metalotioninas de los animales.

Las plantas que presentan algunos de los rasgos que implican tolerancia a los metales pesados tienden a ser excluidas de los suelos normales por las no tolerantes, dado que éstas son más vigorosas y presentan una mayor tasa de crecimiento. Sin embargo, las especies o variedades tolerantes son muy útiles al poder crecer en suelos ácidos y/o afectados por la presencia de metales pesados.

6. GENÉTICA Y NUTRICIÓN

La condición de tolerancia a un determinado estrés nutricional como la salinidad, alcalinidad, niveles tóxicos o deficientes, etc., unida a los requerimientos específicos de elementos esenciales, se encuentra bajo control genético, siendo éste uno de los campos de investigación en fisiología vegetal que más necesita la aportación de las nuevas tecnologías.

Podemos trazar una división entre plantas ineficientes y plantas eficientes. El estudio de las plantas ineficientes se basa principalmente en trabajos con mutantes obtenidos en laboratorio. Así, tenemos mutantes de soja ineficientes respecto del Fe, mutantes de maíz ineficientes para el Mg y tomates respecto al B. Mutantes de estas plantas —por ejemplo, de la soja— injertadas sobre raíz normal, no manifestaron los síntomas de clorosis que produce la ausencia de Fe, al ser la raíz la que regula la eficiencia en la absorción y utilización del Fe. Por otra parte, las plantas eficientes pueden encontrarse de forma natural en hábitat pobres en nutrientes, o con cantidades tóxicas de metales pesados, salinos, alcalinos, etc., es decir, en unas condiciones que podrían determinar la muerte de otras especies e, incluso, de otras variedades de la misma especie. Esto quiere decir que se ha producido un mecanismo adaptativo, regulado por la selección natural. En plantas cultivadas de valor agrícola, se han obtenido variedades resistentes por selección dirigida.

Los mecanismos propuestos para explicar las variaciones genéticas que justifican el comportamiento, tanto de las formas eficientes como de las ineficientes, frente a un estrés nutricional se pueden agrupar en tres grandes categorías:

a) Modificación de la absorción radicular, por cambios en la morfología de la raíz o del mecanismo de absorción y transporte de iones. Así, por ejemplo, en las plantas resistentes al arsenato, el mecanismo de tolerancia va ligado a una supresión del sistema de absorción de fosfato de alta afinidad, el cual le vale al arsenato para ser transportado dentro de la célula. La hipótesis más aceptada es que existe un gen supresor de la síntesis del transportador en las especies tolerantes, pero es inexistente en las no tolerantes.

b) Alteración del movimiento de los nutrientes a través de las raíces, de su liberación al xilema, y también, de la distribución de los nutrientes en la parte aérea. Así, en casos de deficiencia, una capacidad elevada de redistribución desde las hojas y partes senescentes hacia las zonas de crecimiento de especies eficientes sería muy importante para la supervivencia frente a otras ineficientes, de baja capacidad distributiva. De igual forma, la capacidad de movilizar reservas de Ca, P, etc., desde la vacuola hacia el citoplasma, determinaría la eficiencia de unas plantas frente a otras en situaciones de deficiencias nutricionales.

c) Cambios en la utilización de nutrientes en el metabolismo y en el crecimiento. Existen diferencias entre especies que, sometidas a estados de deficiencia, son capaces de realizar un metabolismo normal frente a baja concentración de nutrientes. Así sucede, por ejemplo, entre distintas variedades de tomate, que pueden ofrecer cosechas normales con concentraciones muy bajas de K.

Otra posible adaptación es la capacidad de sustituir un elemento por otro. Los casos mejor conocidos son la sustitución de Na por K en algas halófilas, así como las plantas del género *Astragalus*, capaces de reemplazar el azufre por selenio en los denominados selenoaminoácidos.

Estas potencialidades genéticas se han aprovechado para obtener plantas de interés agrícola capaces de desarrollarse en zonas tanto deficientes como tóxicas en nutrientes o metales pesados. Actualmente, frente a las técnicas clásicas de selección tradicional, se están utilizando técnicas de cultivos *in vitro* y de ingeniería genética que nos permitirán en un futuro muy próximo regenerar suelos contaminados o con altos niveles de estrés, gracias a la utilización de plantas transgénicas capaces de desarrollarse en esas condiciones limitantes para plantas normales.

7. NUTRICIÓN MINERAL Y SU RELACIÓN CON ENFERMEDADES Y PLAGAS

La nutrición mineral puede aumentar o disminuir la resistencia o la tolerancia de las plantas a las plagas y enfermedades. Mientras que la **resistencia** se relaciona con la habilidad del huésped para limitar la penetración, el desarrollo y la reproducción del patógeno invasor o para limitar la alimentación de las plagas, la **tolerancia** se caracteriza por la habilidad de la planta huésped para mantener su crecimiento a pesar de la infección o el ataque de una plaga. Aunque la resistencia y la tolerancia están controladas genéticamente, tienen una influencia considerable los factores ambientales. La nutrición mineral puede considerarse un factor ambiental que puede manipularse con relativa facilidad.

Una nutrición mineral equilibrada asegura un crecimiento óptimo de la planta y, al mismo tiempo, permite una resistencia óptima de la misma, aunque pueda haber algunas excepciones. Con respecto a la tolerancia, hay una norma general por la que las plantas que sufren una deficiencia nutricional presentan una menor tolerancia a plagas y enfermedades. La tolerancia puede aumentarse por el aporte del nutriente deficitario, ya que una planta que crece de forma más vigorosa tiene mayor capacidad de compensar la pérdida de fotoasimilados, o la disminución de superficie foliar producida por una infección.

7.1. Enfermedades fúngicas, bacterianas y víricas

Las enfermedades de las plantas pueden ser causadas por hongos, bacterias y virus, siendo las más importantes las fúngicas. La germinación de esporas de hongos en la superficie de hoja o raíz se estimula por la presencia de exudados. La velocidad de flujo y la composición de los exudados dependen de la concentración celular. Por ejemplo, la concentración de aminoácidos y azúcares es grande en hojas con deficiencia de potasio. También se acumulan aminoácidos cuando el aporte de N es excesivo. La salida de fotoasimilados al apoplasto depende de la permeabilidad de la membrana plasmática, y puede aumentar en condiciones de deficiencia de Ca y B, que aumentan la permeabilidad de la membrana, y con la deficiencia de K, que desacopla la síntesis de polímeros.

La mayoría de los parásitos sólo tiene acceso a las células epidérmicas, que poseen un alto contenido de compuestos fenólicos y flavonoides (véase Capítulo 17), que se caracterizan por sus propiedades fungistáticas. El metabolismo de compuestos fenólicos está relacionado, entre otros, con el Cu y el B. La invasión del apoplasto por hongos, y también por bacterias, tiene que ver con la emisión de enzimas pectolíticas que disuelven la lámina media de la pared celular (Fig. 8-8). La actividad de estas enzimas está fuertemente inhibida por el catión Ca^{2+}. No obstante, las enzimas pécticas u otras toxinas fúngicas también pueden aumentar la permeabilidad de la membrana, y provocar así la salida de K^+ o de H^+ que, a su vez, pueden desencadenar reacciones de hipersensibilidad como necrosis localizadas.

Otro mecanismo de defensa, como parte de la respuesta a la infección, es la producción de radicales superóxido, que contribuirán a la respuesta de hipersensibilidad, a la lignificación de la pared celular o a la muerte del patógeno. Dado el papel de Cu, Zn, Mn y Fe en la generación y destrucción de los radicales superóxido, estos nutrientes, como constituyentes de las superóxido dismutasas (SOD), estarán relacionados con la resistencia de la planta en los supuestos planteados.

La lignificación y la acumulación y depósito de sílice en las células epidérmicas pueden formar una barrera física frente a la penetración de las hifas (Fig. 8-8). Estos procesos, relacionados con la nutrición mineral, procuran la principal resistencia estructural de las plantas frente a las plagas y enfermedades, sobre todo en las gramíneas y en la endodermis de la raíz.

El N y el K afectan a la resistencia de los cultivos a las enfermedades y tienen mucha importancia como fertilizantes. Así como el K, al aumentar su nivel en hoja, aumenta la resistencia de la planta frente a parásitos tanto facultativos (*Fusarium*) como obligatorios (*Puccinia*), el N presenta respuestas diferentes: en parásitos facultativos, el incremento de N aumenta la resistencia, mientras que en obligatorios el mayor aporte de N disminuye la resistencia (Cuadro 8-3). La planta deficiente en N es la más resistente a los parásitos obligatorios, ya que éstos se nutren de los asimilados de células vivas, mientras que los facultativos, que son semisaprófitos, prefieren tejidos senescentes. Por tanto, todo lo que apoya la actividad metabólica de la célula huésped y retrasa la senescencia de la planta aumenta la resistencia o tolerancia a los parásitos facultativos.

Los cultivos con deficiencia de K son muy sensibles a los ataques fúngicos. La aplicación de fertilizantes potásicos a estos cultivos disminuye drásticamente la incidencia de ambos tipos de parásito, obligatorio y facultativo. En plantas deficientes en K, la síntesis de compuestos de alto peso molecular (proteínas, almidón y celulosa) se desacopla, con lo que se acumulan compuestos de bajo peso molecular que favorecen la invasión y el crecimiento de los hongos. Una aplicación de K por encima del nivel óptimo no produce una mayor resistencia de la planta frente a las enfermedades y puede, por el contrario, crear competencia con el calcio o el magnesio y provocar alteraciones fisiológicas que conduzcan a una mayor susceptibilidad de la planta.

El contenido de Ca en los tejidos afecta a la incidencia de parásitos en dos formas: a) el Ca es esencial para la estabilidad de las biomembranas; cuando la concentración de Ca es baja, se favorece la salida de compuestos de bajo peso molecular, como azúcares, al apoplasto y b) se necesitan poligalacturonatos de calcio para estabilizar la lámina media de la pared celular (Fig. 8-8). Muchos hongos y bacterias invaden los tejidos mediante la producción de enzimas pectolíticas tipo poligalacturonasas, que disuelven la lámina media. El Ca inhibe drásticamente la actividad de estas enzimas. Los tejidos vegetales bajos en Ca, respecto de los normales en Ca, son más susceptibles a las enfermedades parasitarias también durante el almacenado. Esto es muy importante para los frutos carnosos frente a las distintas podredumbres. Un remedio eficaz es dar a los frutos un tratamiento de calcio antes del almacenado.

Hay numerosas referencias de los efectos de los micronutrientes sobre las enfermedades parasitarias de las plantas. De los mecanismos de defensa propuestos, el del metabolismo de fenoles y la síntesis de lignina es el mejor conocido en relación, al menos, con el B, el Mn y el Cu. El cobre ha sido y es utilizado ampliamente como fungicida, en unas dosis 100 veces superiores a las que requiere la planta como nutriente.

7.2. Plagas

Las plagas son animales (insectos, arácnidos, nematodos, etc.) que, al contrario que las bacterias y los hongos, tienen sistemas digestivo y excretor, y su dieta es menos específica. Factores como el color de las hojas pueden ser importantes para el reconocimiento u orientación de la plaga. Los mecanismos de resistencia de las plantas son: a) físicos, como el color, propiedades de superficie, o pelos; b) mecánicos, como la fibra o la sílice y, c) químicos o bioquímicos, como el contenido de estimulantes, toxinas o repelentes.

En general, las plantas jóvenes o de crecimiento rápido tienen mayor probabilidad de ser atacadas por las plagas que las plantas viejas o de crecimiento lento. Por tanto, se encuentran buenas correlaciones entre la aplicación de N y el ataque de plagas. Sin embargo, los cultivos suficientes en K sufren menos ataques que los deficientes en K. El contenido en aminoácidos es más importante que el de azúcares frente a los insectos chupadores. Un incremento del contenido de aminoácidos

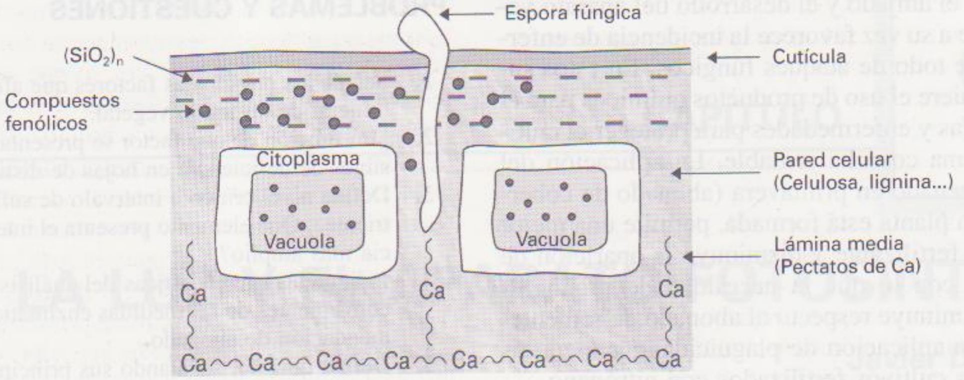

Espora fúngica
$(SiO_2)_n$
Cutícula
Compuestos fenólicos
Citoplasma
Pared celular (Celulosa, lignina...)
Vacuola
Vacuola
Lámina media (Pectatos de Ca)
Ca
Ca
Ca
Ca ~ Ca ~ Ca ~ Ca ~ Ca ~ Ca ~ Ca ~ Ca

Figura 8-8. Esquema de la penetración de una hifa fúngica desde la superficie foliar hacia las células epidérmicas (apoplasto) y algunos de los factores que afectan al crecimiento del hongo y que están relacionados con la nutrición mineral. (Adaptado de Marschner, 1995.)

es típico de un aporte alto de N o de una anomalía en la síntesis de proteínas, como la debida a ciertas deficiencias de K, S o Zn. Cualquier alteración nutricional que disminuya la presencia de K o produzca directamente el incremento de aminoácidos, disminuirá la resistencia del cultivo a las plagas. Las relaciones planta-plaga son complejas y las observaciones de un caso no se pueden extrapolar para otras plantas y otros ecosistemas. Así, se ha descrito que aportes elevados de N no aumentaban la susceptibilidad de pinos al ataque de insectos herbívoros, posiblemente debido a que el aporte de N no sólo aumentaba el N de la planta, sino que también aumentaba el contenido de diterpenoides, que actúan como aleloquímicos (compuestos del metabolismo secundario que interaccionan con otros organismos) (véase Capítulo 17). Las células epidérmicas que contienen depósitos de sílice actúan como una barrera mecánica frente a insectos mordedores y chupadores. Los rociados foliares con compuestos de silicio reducen la incidencia de los ataques, por ejemplo, de áfidos.

Cabe recordar que los insectos actúan como vectores de virosis, lo que supone una amenaza añadida a la de una plaga de insectos chupadores. En muchas ocasiones, el estado nutricional de la planta va a influir indirectamente en la enfermedad vírica a través de los vectores, que son hongos o insectos, sobre todo áfidos, responsables del 60 % de las virosis.

7.3. Aplicación de fertilizantes y su relación con plagas y enfermedades

La adición de fertilizantes en condiciones de campo afecta a las plagas y enfermedades directamente, a través del estado nutritivo de la planta, e indirectamente, por producir alteraciones, por ejemplo, en la recepción de la luz y en la humedad del cultivo. Además, la época de aplicación (calendario de fertilización) y el tipo de compuesto empleado son factores importantes, fundamentalmente para el N. En la mayoría de los casos, el abonado nitrogenado se añade en dos fracciones, en otoño y en primavera. Así, el nitrógeno aplicado a cereales en zonas de clima templado al comienzo del ciclo de cultivo, normalmente en otoño (abonado de semen-

Cuadro 8-3. Efectos de la concentración de nitrógeno y potasio sobre el grado de patogenicidad de parásitos en diversos cultivos

Patógeno/Enfermedades	Nivel de N		Nivel de K	
	Bajo	Alto	Bajo	Alto
Parásitos obligatorios				
Puccinia ssp./roya	+	+++	++++	+
Erysiphe graminis/mildeu	+	+++	++++	+
Parásitos facultativos				
Alternaria ssp./moteado de hoja	+++	+	++++	+
Fusarium oxysporum/podredumbre y marchitamiento	+++	+	++++	+
Xanthomonas ssp./moteado y marchitamiento	+++	+	++++	+

Diferente intensidad (+ → ++++).
Adaptado de Marschner, 1995.

tera), favorece el ahijado y el desarrollo del aparato vegetativo, lo que a su vez favorece la incidencia de enfermedades, sobre todo de ataques fúngicos. En estos supuestos se requiere el uso de productos químicos para el control de plagas y enfermedades para proteger el cultivo y obtener una cosecha rentable. La aplicación del abonado nitrogenado en primavera (abonado de cobertera), cuando la planta está formada, permite una mejor utilización del fertilizante y disminuye la aparición de enfermedades, con lo que la necesidad de productos plaguicidas disminuye respecto al abonado de sementera en otoño. La aplicación de plaguicidas recupera las cosechas de los cultivos fertilizados con nitrógeno.

Por otra parte, la forma del N aplicado al suelo puede tener implicaciones en los patógenos de la parte aérea de la planta. Así, la solubilidad de la sílice depende de varios factores, y aumenta conforme disminuye el pH del suelo. En consecuencia, el contenido de sílice de la planta no sólo depende de la fertilización silícea, sino también de la forma de fertilizante nitrogenado añadido. El sulfato de amonio acidifica el suelo, mientras que el nitrato cálcico lo alcaliniza. Por tanto, la aplicación de fertilizantes minerales puede sustituir, o al menos reducir, la demanda de plaguicidas.

RESUMEN

El presente capítulo estudia la relación existente entre los contenidos en la planta de los diferentes elementos esenciales descritos en el Capítulo 6 y la producción vegetal. Establecer la concentración de nutrientes adecuada para conseguir cosechas excelentes en calidad y cantidad es un apartado clave e imprescindible para poder realizar un diagnóstico que refleje el estado nutricional de un cultivo y formular la recomendación de abonado correspondiente. La elección del tejido o material adecuado así como las condiciones de la toma de muestra y la representatividad de ésta son tratadas de forma exhaustiva, dada la importancia del tema. De igual forma, la existencia prioritaria de monocultivos en la agricultura moderna obliga a contemplar aspectos como fertilizantes, quelatos y enfermedades y plagas más habituales en los cultivos.

Por otra parte, el impacto ambiental negativo que se está produciendo por el uso abusivo de productos químicos en la agricultura obliga a presentar nuevas técnicas de producción más respetuosas con el medio ambiente, como son la fertirrigación, muy adecuada para la producción de hortalizas y de plantas ornamentales. Asimismo, estudiamos las bases científicas para una agricultura sostenible, donde destacamos la fijación biológica del nitrógeno y las micorrizas.

Por último, estudiamos también la producción en condiciones de estrés (salinidad y metales pesados), estrechamente relacionada con el uso agrícola e industrial, así como la incidencia que la dotación génica tiene sobre todos estos agentes.

PROBLEMAS Y CUESTIONES

1. Señale los principales factores que afectan al contenido mineral de un tejido vegetal.
2. ¿En función de qué factor se presentan los síntomas visibles de deficiencia en hojas de distinta edad?
3. Defina nivel crítico e intervalo de suficiencia de un nutriente. ¿Qué elemento presenta el intervalo de suficiencia más amplio?
4. Indique las características del análisis de savia y los inconvenientes de las medidas enzimáticas para una recomendación de abonado.
5. Defina quelato, señalando sus principales propiedades.
6. ¿Qué formas se conocen de simbiosis en la fijación biológica del nitrógeno? ¿Qué diferencias esenciales presentan?
7. Defina micorrizas y explique los dos tipos de micorrizas más habituales.
8. ¿Qué dos tipos de estrés produce la salinidad?
9. ¿Qué relación existe entre la toxicidad de los metales pesados y el pH de los suelos?
10. Defina plantas resistentes y tolerantes a las enfermedades.

BIBLIOGRAFÍA RECOMENDADA

1. Alloway, B. J.: *Heavy Metals in Soils.* 2.ª ed. Blackie Academic & Professional, Londres, 1995.
2. Cadahia, C.: *Fertirrigación. Cultivos Hortícolas y Ornamentales,* 1.ª ed. Editorial Mundi-Prensa. Madrid. Barcelona, Méjico, 1998.
3. Francois, L. E., Maas, E. V.: «Crop response to salt stress». En: *Handbook of Plant and Crop Stress.* pp. 149-182. M. Pessarakli (ed.), M. Dekker Inc. NY. 1994.
4. Hubber, D. M.: «The role of nutrition in the take-all disease of wheat and other small grains». En: *Soilborne Plant Pathogens: Management of Diseases with Macro and Microelements.* AW Engelhard (ed.). APS Press. The American Phytophathological Society. St Paul, Minnessota, 1989.
5. Jones, J. B. Jr, Wolf, B., Mills, H. A.: *Plant Analysis Handbook. Methods of Plant Analysis and Interpretation.* Micro-Macro Publishing Athens, GA, USA. 1991.
6. Loneragan, J. F.: «Plant nutrition in the 20th and perspectives for the 21st century». *Plant and Soil.* 196: 163-174, 1997.
7. Marschner, H.: *Mineral Nutrition in Higher Plants.* 2.ª ed. American Press. Londres, 1995.
8. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación: *Métodos Oficiales de Análisis. Suelos, Aguas, Fertilizantes y Planta.* Ed. MAPA. Madrid, 1993.
9. Thompson, J. P.: «What is the potential for management of mycorrhizas in agriculture?» En: *Management of Mycorrhiza in Agriculture, Horticulture and Forestry.* pp. 191-200. A. D. Robson, L. K. Abbott and N. Malajczuk (eds.). Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, 1993.
10. Varios autores: *Biología Vegetal.* 1.ª ed. Libros de Investigación y Ciencia. Prensa Científica, S. A. Barcelona, 1988.

CAPÍTULO **9**

LA LUZ Y EL APARATO FOTOSINTÉTICO

Javier De Las Rivas

1. Luz y fotosíntesis. 2. Energía luminosa y pigmentos. 3. Estructuración del aparato fotosintético vegetal. 4. Elementos del aparato fotosintético en los tilacoides. 5. Genética y origen del aparato fotosintético vegetal.

1. LUZ Y FOTOSÍNTESIS

1.1. La luz solar es la fuente principal de energía para la biosfera

La luz es la fuente primaria de energía para la vida sobre la Tierra. La biosfera en la que vivimos es un sistema cerrado y en equilibrio dinámico constante. Ser sistema cerrado significa termodinámicamente que no intercambia materia con el exterior, pero sí recibe energía. Esta energía «extraterrestre» es esencial para la dinámica tanto geológica como biológica de este planeta, que alberga algo tan genuino como es la vida. El Sol es el astro del que recibimos prácticamente la totalidad de esa energía «extraterrestre». La radiación solar que llega a la Tierra abarca una amplia franja del espectro radiativo electromagnético y, dentro de ella, una parte significativa (aproximadamente un 40 %) es la radiación luminosa, normalmente llamada luz.

Se puede comprobar la fuerza de la luz solar comparando su intensidad con la intensidad de una luz artificial. Por ejemplo, un día de sol proporciona al aire libre unos 2000 μmol de fotones de luz por metro cuadrado por segundo (2000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, en potencia unos 1000 $\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$). Por contraste, una lámpara con una bombilla de 100 vatios situada a un metro de una mesa de un metro cuadrado nos proporciona unos 20 μmoles de fotones por segundo (20 $\mu\text{mol}\ \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 10 $\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$ de luz). La distancia hasta el Sol son muchos miles de millones de metros, pero su luz es 100 veces más intensa que la de la lámpara.

La Figura 9-1 presenta desglosados los valores de intensidad y la proporción de los distintos componentes de la radiación solar: radiación gamma (γ), ultravioleta (UV), luminosa (VIS) e infrarroja (IR, calor).

El total de energía radiante solar que alcanza nuestro planeta es enorme. Esta energía es considerada una constante (llamada **constante solar**) y se suele expresar como energía recibida por unidad de tiempo y por unidad de área perpendicular a la radiación. Se puede estimar que la energía total que llega a la superficie de la Tierra en un día (8 horas de radiación en toda su superficie) es equivalente a la energía contenida en 300 000 millones de toneladas de carbón, es decir, unos 100 000 000 millones en un año. El consumo energético mundial anual equivale a unos 10 000 millones de toneladas de carbón, es decir, es inferior en cuatro órdenes de magnitud ($\times 10^4$) a la energía que nos llega del Sol.

1.2. La luz es un conjunto de ondas electromagnéticas que vemos y que comprende longitudes de onda de 400 a 700 nm

El espectro electromagnético está constituido por ondas electromagnéticas de distinta frecuencia, ν (o longitud de onda, $\lambda = 1/\nu$), abarcando desde las ondas de mayor longitud y menor energía, como las ondas de radio y televisión, hasta las ondas de menor longitud y mayor energía, como los rayos gamma (véase Fig. 9-2). La radiación luminosa ocupa una pequeña franja del espectro, que va desde los 400 a los 700 nm, y se sitúa entre las radiaciones ultravioletas (UV) y las infrarrojas (IR), y constituye la llamada **radiación fotosintéticamente activa (PAR)**.

La radiación luminosa también se llama radiación visible (VIS) porque el ojo humano es un órgano sensible foto-detector que nos permite ver esa radiación. La luz blanca está constituida por la conjunción de todas las radiaciones luminosas de distinto color: luz violeta, azul, verde, amarilla, naranja y roja (véase Fig. 9-2). La

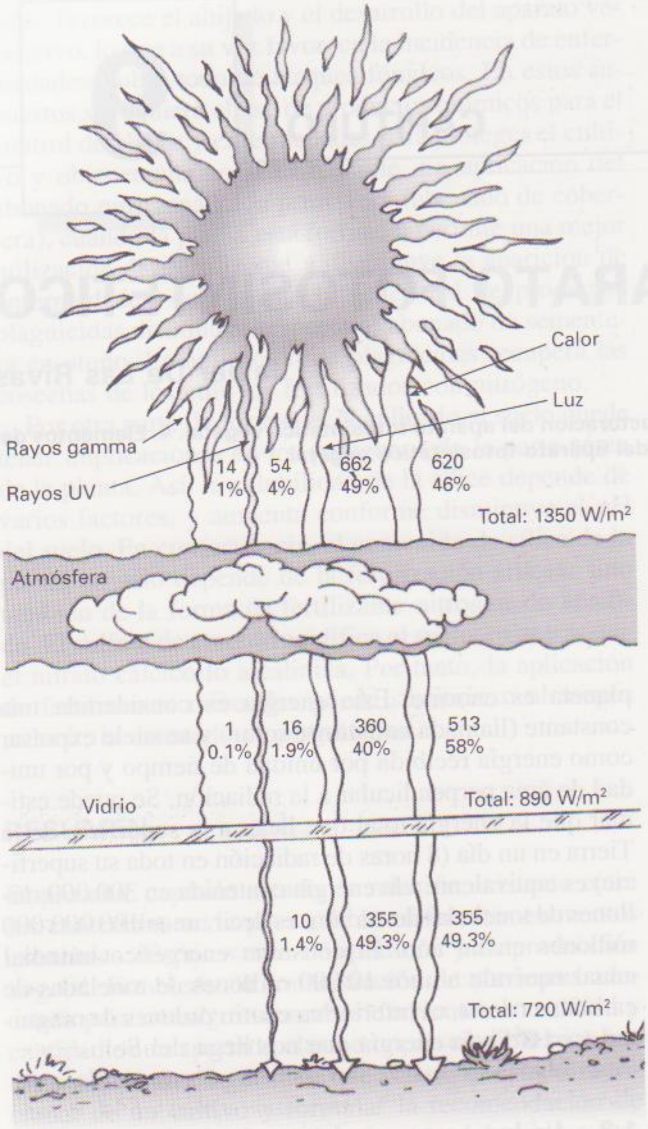


Figura 9-1. Valores de intensidad (en $W \cdot m^{-2}$) y proporción relativa (en %) de los principales componentes de la radiación electromagnética solar que llega a la Tierra: radiación gamma, ultravioleta (UV), luminosa (luz) e infrarroja (calor).

luz blanca se puede descomponer en todo el arco cromático de luces de color por difracción a través de un prisma cristalino. Un compuesto o sustancia con color absorbe la luz del color complementario a la luz del color que muestra, es decir, ese compuesto es del color de la luz no absorbida, que es la que vemos reflejada o transmitida.

1.3. Las plantas son organismos autótrofos fotosintéticos

Mediante un único y complejo proceso fisiológico denominado fotosíntesis, determinados organismos vivos autótrofos, también llamados fotoergónicos o fotosintéticos, son capaces de absorber y utilizar la energía luminosa. Cualquier fuente de luz visible (por ejemplo, una lámpara incandescente o fluorescente) sirve a los organismos fotosintéticos para hacer fotosíntesis. Por ello, no hay nada específico o misterioso en que el Sol los haga crecer. Simplemente usan su luz; si bien, la luz solar tiene una intensidad y un espectro difíciles de alcanzar o imitar con iluminación artificial.

Entre los organismos fotosintéticos, los vegetales son el grupo principal y más abundante. Por ello, la fotosíntesis es un proceso distintivo del reino vegetal, que determina en buena parte los rasgos característicos de la estructura y la fisiología de las plantas. El tipo de fotosíntesis que realizan los vegetales se caracteriza por la formación de oxígeno (O_2) como subproducto desprendido a la atmósfera. Este tipo de fotosíntesis se denomina **fotosíntesis oxigénica** y no está restringido a las plantas superiores, pues ocurre también en algas y en organismos procariotas como las cianobacterias. Existe también la modalidad de **fotosíntesis anoxigénica**, que realizan ciertas bacterias que viven en condiciones anaerobias.

La similitud de los procesos fotosintéticos fundamentales es bastante grande entre ambas modalidades de fotosíntesis. Por el carácter de este libro, en la exposición de la fotosíntesis nos referiremos exclusivamente a la oxigénica.

Al observar la organización global de los seres vivos en la biosfera, se comprueba que el origen y el desarrollo de los sistemas biológicos se sustentan en la existencia de los mencionados organismos autótrofos fotosintéticos, los únicos que asimilan la energía radiante solar. Por esta capacidad, los vegetales y sus antepasados en la evolución son los que han fundamentado y permitido el desarrollo de otras formas de vida no autótrofas.

Los más antiguos restos de vida encontrados en la Tierra corresponden precisamente a antepasados de cianobacterias, que son organismos procariotas fotosintéticos. Estudios zoológicos y ecológicos muestran que prácticamente toda cadena trófica se sustenta en sistemas vegetales como uno de sus pilares.

Los organismos fotosintéticos transforman en biomasa la energía solar que absorben y asimilan. Anualmente, en la Tierra se almacena, por fotosíntesis, el equivalente energético a 80 000 millones de toneladas de carbón, lo cual corresponde a la asimilación de unas 10^{10} toneladas de carbono de azúcares y otras fuentes de materia orgánica. De la biomasa vegetal, aproximadamente la mitad es sintetizada por el ecosistema terrestre (cultivos agrícolas, bosques, sabanas y matorrales), mientras que la otra mitad es producida en las capas superiores de lagos y océanos por los ecosistemas acuáticos (fitoplancton y macrófitas). La energía acumulada en esta biomasa es luego distribuida, más o menos directamente, al resto de los organismos vivos.

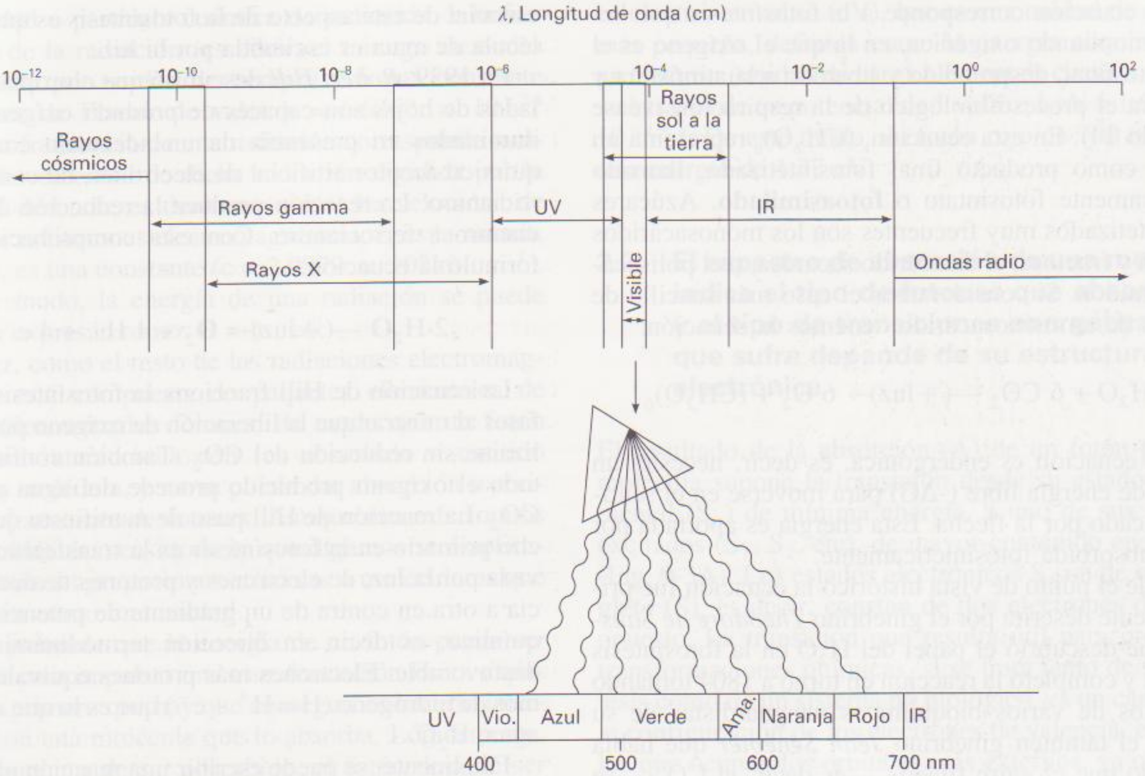


Figura 9-2. Espectro de ondas electromagnéticas indicando la escala de longitud de onda. La radiación luminosa ocupa una pequeña franja del espectro, que va desde los 400 a los 700 nm, y se sitúa entre las radiaciones ultravioleta (UV) e infrarroja (IR).

1.4. La fotosíntesis es un proceso biológico de foto-absorción y foto-asimilación donde se distinguen dos fases

La fotosíntesis es un proceso biológico complejo en el que pueden distinguirse dos fases bien diferenciadas, una primera de absorción y conversión de energía y otra segunda de toma y asimilación de elementos constitutivos de la materia orgánica (C, H, O, N, S, etc.). La energía luminosa es absorbida por biomoléculas fotosensibles y transformada en una forma de energía bioquímica estable. Los elementos constitutivos son tomados de fuentes minerales inorgánicas (agua, H_2O; dióxido de carbono, CO_2; nitratos, NO_3^-; sulfatos, $SO_4^=$, etc.) e incorporados en biomoléculas orgánicas metabolizables (véase Capítulo 6). Ambas fases, la toma de energía y la toma de elementos, están perfectamente coordinadas e interrelacionadas. Clásicamente, estas fases se llamaron fase luminosa y fase oscura; pero esta nomenclatura puede inducir a error, ya que actualmente sabemos que la luz es un factor esencial en toda la fotosíntesis como elemento de regulación y control de ambas fases. Así se puede decir que existe una foto-absorción de energía y una foto-asimilación de los elementos esenciales.

La primera fase es un proceso de conversión de energía luminosa en energía electroquímica. Se inicia con la absorción de la luz por ciertos complejos pigmento-proteína denominados **antenas**, «cosechadores» de luz (LHC, *Light Harvesting Complexes*), y la posterior canalización de la energía de los fotones hacia los **centros de reacción** de los fotosistemas, donde la energía se transforma en una corriente de electrones entre moléculas óxido-reductoras. Las reacciones de óxido-reducción producen, en último término, dos biomoléculas estables (NADPH y ATP) que se van acumulando. Estas biomoléculas son útiles como fuente de «energía asimiladora», ya que proporcionan **poder de reducción** (el NADPH) y **poder de enlace** (el ATP) necesarios para la siguiente fase.

En la segunda fase de la fotosíntesis, se sucede toda una serie de reacciones de asimilación de elementos necesarios para la construcción biomolecular: C, H, O, N, S, etc. El elemento esencial y mayoritario en la materia orgánica es el carbono. El carbono, en la fotosíntesis, es tomado del dióxido de carbono (CO_2) del aire. El proceso de fijación y asimilación fotosintética del carbono se estudia en los Capítulos 11 y 12.

1.5. Las reacciones fotosintéticas pueden expresarse en una ecuación global que incluye los componentes esenciales del proceso

Le ecuación global de la fotosíntesis es:

$$n\,H_2O + n\,CO_2 \xrightarrow{(+\text{luz})} n\,O_2 + (CH_2O)_n$$